

FLORA

ODER ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG

HERAUSGEGEBEN VON
DR. O. RENNER
PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT JENA

NEUE FOLGE. 30. BAND
DER GANZEN REIHE 130. BAND

2. HEFT

588

MIT 88 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 1 TAFEL



Nachlass von Prof. N. Malta

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1936

Flora. N. F. Band 30

Heft 2

S. 131—290, Jena, 15. II. 1936

Inhaltsverzeichnis.

Seite

SCHNEIDER, RICHARD, Untersuchungen über den Einfluß bestimmter Ernährungsfaktoren auf die Haarentwicklung bei Pflanzen. Mit 50 Abbildungen im Text.	131—152
BEATUS, RICHARD, Genetische und zytologische Untersuchungen in der Veronica-Gruppe Fruticulosa der Sektion Veronicastrum. Mit 9 Abbildungen im Text und 1 Tafel	153—175
LINNEMANN, GERMAINE, Beitrag zu einer Flora der Mucorineae Marburgs. Mit 25 Abbildungen im Text	176—217
RENNER, O., Zur Kenntnis der nichtmendelnden Buntheit der Laubblätter. Mit 4 Abbildungen im Text	218—290

Die „Flora“ erscheint zwanglos in einzeln berechneten Hefen. Je 4 Hefen bilden einen Band. Im Jahre 1936 wird ein Band ausgegeben, dessen Gesamtpreis RM 40.— nicht überschreiten wird.

Manuskripte in deutscher Sprache, völlig druckfertig in Maschinenschrift, sind zu richten an Prof. Dr. O. Renner, Jena, Botanisches Institut.

Äußerste Kürze wird allen Mitarbeitern zur Pflicht gemacht. Tabellen und Abbildungen sind auf das unumgänglich Nötige zu beschränken.

Verfassernamen sind dort, wo sie im Druck hervorgehoben werden sollen — nicht grundsätzlich, z. B. nicht bei öfterer Wiederholung — gerade zu unterstreichen, lateinische Namen sind gewellt zu unterstreichen. Die Texte zu den Abbildungen sind auf besonderem Blatt gesammelt beizugeben.

In den Literaturlisten sollen Zeitschriftenartikel so zitiert werden wie: *Journ. of Genetics* 22, 335—357 (1930).

Das Honorar beträgt RM 30.— für den Druckbogen, bis zu einem Höchstumfang von 3 Bogen. Dissertationen sind in beschränktem Umfang zugelassen und werden nicht honoriert. Von jedem Beitrag werden 30 Sonderdrucke auf Bestellung unentgeltlich geliefert. Weitere Sonderdrucke werden zu den Selbstkosten berechnet. Die Kosten nachträglicher Korrekturen im Satz können dem Autor berechnet werden.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Neue Veröffentlichung

Pflanzenforschung

Herausgegeben von Prof. Dr. R. Kolkwitz, Berlin-Dahlem

Sobald erschienen:

Heft 19

Über die Hydratur der Pflanzen

und eine empirische Formel der Verdunstung und Transpiration

Von

Yasuna Fukuda

Prof. an der Mandchurischen Mediz. Hochschule, Mukden

Mit 21 Abbildungen im Text

IV, 79 S. gr.8° 1935

Rmk 6.—

Bellage: Prospekt vom Verlag Gustav Fischer in Jena, über „E. Küster, Die Pflanzenzelle“.

Untersuchungen über den Einfluß bestimmter Ernährungsfaktoren auf die Haarentwicklung bei Pflanzen¹⁾.

Von **Richard Schneider.**

Mit 49 Abbildungen und 1 Tafel im Text.

(Aus dem Botanischen Institut der Technischen Hochschule Dresden.)

I. Einleitung.

Die zahlreichen und mannigfaltigen Untersuchungen über Pflanzenhaare erstrecken sich fast ausschließlich auf die Morphologie, Entwicklungsgeschichte und Physiologie der Trichome. Dabei werden in der Physiologie wohl die Funktionen der Haare und die engeren Beziehungen zum Wasserhaushalt der Pflanzen erörtert, aber Angaben über den Einfluß bestimmter Ernährungsfaktoren auf die Haarbildung und die Haarform sind nicht zu finden. Erst in den neuesten ernährungsphysiologischen Arbeiten treten Gedankengänge auf, die morphologische Besonderheiten in Zusammenhang mit bestimmten Ernährungsweisen bringen.

Wenn auch die Aschebestandteile keinen chemisch und energetisch gleich bedeutsamen Stoffwechselvorgang in der Pflanze durchmachen wie Kohlenstoff und Stickstoff, so sind sie doch für den gesamten pflanzlichen Stoffwechsel überaus bedeutungsvoll. Ihre Bedeutung beruht in der Hauptsache darauf, daß sie in den organischen Stoffwechsel bzw. in das biologische Geschehen überhaupt an den verschiedensten Stellen entscheidend eingreifen, indem sie direkt oder auf Umwegen über Zellkolloide den Ablauf aller Vorgänge maßgebend beeinflussen.

Angeregt durch diese Gedankengänge (Pirschle 1932) und durch die Untersuchungen Fr. Toblers (Tobler 1929, 1 und 2) über die Ausbildung und die Zahl der Bastfasern, die durch Kali entschieden gefördert werden, entstand diese Arbeit. Sie soll vorwiegend durch experimentelle

1) Erschienen als Dissertation der mathem.-naturw. Abteilung der Technischen Hochschule Dresden.

Untersuchungen grundlegende Beobachtungen über den Einfluß bestimmter Ernährungselemente auf die Haarbildung bringen. Die experimentellen Arbeiten wurden im Laboratorium des Staatlichen Botanischen Gartens in Dresden (Außeninstitut des Botanischen Instituts der Technischen Hochschule Dresden) in den Jahren 1932—1934 ausgeführt. Herrn Prof. Tobler bin ich zu dauerndem Dank verpflichtet für die vielen Ratschläge und die allgemeine wissenschaftliche Förderung, die er mir in hohem Maße zuteil werden ließ.

II. Material und Methode.

1. Das verwendete Pflanzenmaterial.

a) Nach Prüfung verschiedener Pflanzen wurde *Sparmannia africana* als Hauptversuchspflanze genommen. Entscheidend für die Wahl war vor allem die Tatsache, daß *Sparmannia africana* sehr viel gut ausgebildete Sternhaare besitzt, die viele Übergangsformen zeigen. Die Vermutung lag nahe, daß diese Übergangsformen durch verschiedene Ernährung mannigfaltige Veränderungen zeigen könnten.

Im Anfang der Arbeit bestand die Absicht, nur mit Stecklingsversuchen auszukommen. Bekanntlich vermehrt sich unsere Zimmerlinde besonders leicht durch Stecklinge. Die ursprüngliche Erwartung, schon durch Stecklingsversuche ausreichende Erfolge zu erlangen, mußte aber im Laufe der Arbeit aufgegeben werden. Zur Eindeutigkeit der Ergebnisse wurden Keimlingsversuche angesetzt. Es war schwierig, gut keimfähige Samen der *Sparmannia africana* in ausreichender Menge zu erhalten. Als Ersatz dafür wurde für die Keimlingsversuche die weitaus besser keimende *Sparmannia palmata* verwendet. Stecklingsversuche mit der *Sparmannia palmata* waren unmöglich, da ältere Pflanzen zur Gewinnung von Stecklingen nicht zur Verfügung standen.

b) Die *Hedera*-Arten dienten zu Vergleichsversuchen neben den Stecklingsversuchen mit *Sparmannia africana*. Sie waren besonders interessant, weil die genauen Untersuchungen über die Entwicklung der Sternhaare unter gewöhnlichen Verhältnissen durch Tobler (1912) zum Vergleich vorlagen.

Im übrigen wurde *Hedera colchica* im besonderen wegen ihrer Schuppenhaare gewählt.

Hedera colchica wurde von den Ernährungseinflüssen am wenigsten berührt (s. Zusammenfassung der Ergebnisse). Das langsame Wachstum dieser Pflanze lieferte zu wenig Blattmaterial, um gute Ergebnisse zu erzielen.

c) Die bisher zu ernährungsphysiologischen Untersuchungen üblichen Wege sind grundsätzlich zwei. Die Versuche werden entweder in Erde (Topf oder Freiland) durch Begießen mit verschiedenen Lösungen oder als Nährlösungsversuche angesetzt. Auch bei dieser Arbeit wurden anfangs Stecklinge in Töpfen gezogen und mit verschiedenen Lösungen begossen. Diese Ergebnisse waren nicht brauchbar. Sie zeigten keine Eindeutigkeit, da der Pflanze sowohl im Boden als auch als Steckling von der Mutterpflanze her Ausgleichsfaktoren zur Verfügung standen. Eine Klarheit über den Einfluß bestimmter Ernährungselemente konnte auf diese Weise nicht gewonnen werden.

Stecklingsversuche, die im übrigen nicht von allen hier benutzten Objekten durchzuführen waren, schalten zwar die Einflüsse durch Bodensalze aus, bleiben aber unzuverlässig.

Durch die Nährlösungsversuche mit Keimpflanzen wurde versucht, die erwähnten Unsicherheiten auszuschalten. Folgende Pflanzen wurden verwendet: a) als Keimpflanzen: *Sparmannia africana*, *Sparmannia palmata*, *Berteroa incana*; b) als Stecklinge: *Sparmannia africana*, *Hedera helix*, *Hedera colchica*, *Hedera canariensis*. *Hedera canariensis* fiel schon nach kurzer Zeit aus, da fast alle Pflanzen beim Übergang aus dem Sandboden des Gewächshauses zur Lösung eingingen.

2. Die allgemeine Untersuchungsmethode.

Das grüne Blatt wurde durch Kochen in Alkohol entfärbt und kurze Zeit in kaltes Leitungswasser gelegt. Bei jüngeren Blättern, vor allem bei den zarten Blättern der *Berteroa incana*, genügte dann eine mehrstündige Aufbewahrung in einer Mischung aus Eau de Javelle, Glyzerin und Aqua dest. (1:1:5). Bei den älteren Blättern mußte vor dieser Aufbewahrung das Blatt in einer stärkeren Mischung (5:2:10) kurz aufgekocht werden. Die mikroskopische Untersuchung der Präparate geschah in der gleichen Mischung (1:1:5). Sie erstreckte sich in erster Linie auf die Dichte der Behaarung, die immer bei 90facher Vergrößerung statistisch festgestellt wurde, und auf das sog. „Formverhältnis“, worunter das Verhältnis der einfachen Haare zu den verzweigten Haaren verstanden werden soll. Die Auszählung geschah pro Gesichtsfeld nach Art einer statistischen Erhebung. Nach Festlegung der Mittelwerte wurde die am häufigsten in einer bestimmten Lösung vorkommende Haarform als charakteristisch gezeichnet. Von der übrigen Gestalt des Haares wurde der Länge, der Dicke und der Wandstärke besondere Beachtung geschenkt.

Zur genauen Zeichnung mußten die stark behaarten jüngeren Blätter der Stecklinge mit Hilfe der Wasserstrahlpumpe entlüftet werden.

3. Keimversuche bei *Sparmannia africana* und *Sparmannia palmata*.

Sparmannia africana ist ein Lichtkeimer. Die aus Lissabon bezogenen Samen bereiteten anfangs große Schwierigkeiten bei ihrer Keimung. Die Keimversuche im Gewächshaus des Dresdener Botanischen Gartens waren zunächst erfolglos, da sich immer kurz nach Beignen der Keimung Schimmelrasen bildeten, die trotz aller Erneuerung des Filterpapiers und Keimfreimachen der Petrischalen immer wieder auftraten. In drei Fällen trat nach 6 Wochen keine Keimung ein. Folgende Methode führte schließlich zum Ziel: Die Samen wurden 5–6 Tage auf doppeltes Fließpapier gegeben, das sich auf einem schwimmenden Korkring befand, so daß die dauernde Berührung mit dem Wasser gewährleistet war. Die Quellung geschah im warmen Wasser (40–45° C). Waren die Samen genügend gequollen und zeigten die ersten Keimspitzen, wurden sie in der üblichen Weise in Petrischalen mit Leitungswasser auf einer 10fachen Lage von Filterscheiben reinsten Filterpapiers zur endgültigen Keimung gebracht. Bei den fünf erfolgreichen Keimversuchen betrug die Keimfähigkeit durchschnittlich 60%.

Sparmannia palmata ist ein Dunkelkeimer und zeigte eine höhere Keimfähigkeit (70–80%). Sowohl bei *Sparmannia palmata* (Heidelberg) als auch bei *Berteroa incana* (Dresden) wurde die Keimung in der üblichen Weise ausgeführt.

Besonders bemerkenswert sind die zahlreichen verkrüppelten Keimlinge bei beiden *Sparmannia*-Arten, die natürlich für Kulturversuche nicht besonders geeignet waren.

Alle Untersuchungen wurden mit Hilfe eines Reichert-Mikroskops vorgenommen. Die Vergrößerungen für die Zeichnungen waren entweder bei der Linsenkombination 1 (Objektiv 5, Okular IV) 305fach oder bei der Linsenkombination 2 (Objektiv 8a, Okular IV) 640fach. Alle Zeichnungen sind mit dem Leitz-Zeichenapparat bei gleichen Linsenkombinationen (1 oder 2) ausgeführt und bei der Reproduktion auf $\frac{1}{4}$ verkleinert. Ist bei den Zeichnungen nichts Besonderes angegeben, beträgt die Vergrößerung das 100fache.

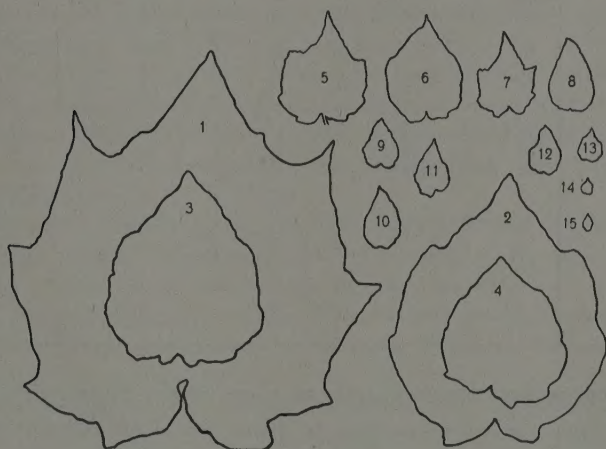
III. Voruntersuchungen.

1. Eine statistische Erhebung über Anzahl und Form der Haare einer ca. 6 Jahre alten Zimmerlinde (*Sparmannia africana*) des Dresdener Botanischen Gartens.

Auf Millimeterpapier wurden 15 nach Gestalt und Größe verschiedene Blattformen von *Sparmannia africana* gezeichnet. Jedes zu untersuchende Blatt wurde mit den Zeichnungen verglichen und der ähnlichsten Blattform zugeteilt. Die einzelnen Blattformen hatten folgende Größe (Tafel I):

1. 810 cm ²	2. 350 cm ²	3. 184 cm ²
4. 114 „	5. 53 „	6. 47 „
7. 25,5 „	8. 20,5 „	9. 10 „
10. 14 „	11. 10,7 „	12. 9 „
13. 4 „	14. 1,1 „	15. 0,9 „

Diese Einteilung gestattete in rascher Weise eine ungefähre Feststellung der Blattoberfläche aller weiteren Untersuchungsobjekte. Nach Einordnung in die entsprechende Gruppe wurden Proben zur mikroskopischen Untersuchung abgeschnitten. Um auch hier Vergleichswerte zu erzielen, stammten die Proben immer von den gleichen Blattstellen: a) oberes Drittel der Achse (Blattspitze); b) Blattbasis



Tafel I.

ohne Achse; c) rechte oder linke Seite vom Blattrand. Die Blätter mit kleinerer Oberfläche (Größengruppe 12–15) wurden als Ganzes untersucht. Die Auszählung der Haare erfolgte pro Gesichtsfeld bei 90 facher Vergrößerung.

2. Ergebnisse der Untersuchungen an den Freilandpflanzen von *Hedera*.

Zur Beobachtung der Freilandpflanzen von *Hedera* wurden im wesentlichen die Erfahrungen Toblers aus den „Statistischen Untersuchungen über den systematischen Wert der Sternhaare bei *Hedera*“ verwendet. Da in den Kulturversuchen eine Beobachtung und Untersuchung von Fruchtsielen unmöglich ist, wurden zur Erzielung von Vergleichswerten die Zählungen der Haare an jungen Trieben bzw. Blattstielen vorgenommen. Die durchschnittliche Haarzahl ergab sich als 4,8 pro Gesichtsfeld und die Grenzwerte zu 4–7. Diese Feststellungen, die aus einer größeren Anzahl von Beobachtungen als Mittelwerte hervorgingen, wurden für die späteren Vergleiche als ausreichend betrachtet.

Tabelle 1.

Größen- gruppe des Blattes	Spitze		Basis		Seite		Durch- schnitts- wert	Form- verhältnis ¹⁾
	ein- fach	ver- zweigt	ein- fach	ver- zweigt	ein- fach	ver- zweigt		
14	35	7	23	11	15	5	24	7
	27	9	42	9	40	8	36	9
	40	8	40	15	20	7	33	10
10	13	3	15	3	14	1	14	2
	15	2	12	1	17	2	14	2
	15	3	18	2	10	2	14	3
9	20	2	12	5	13	4	15	4
	13	4	12	3	18	4	15	4
	11	5	18	2	15	1	15	3
5	5	1	8	3	9	1	7	1,7
	8	2	11	2	10	1	9	1,7
	9	1	7	4	10	1	9	2
4	6	1	8	2	7	1	7	1,7
	5	—	4	1	10	—	6,3	1
	7	2	7	2	9	—	7,6	1,3

3. Ergebnisse der Untersuchungen an einer älteren *Sparmannia africana*.

Allgemein wurde beobachtet, daß junge Blätter wie üblich bei weitem dichter behaart sind als ältere Blätter. Die Zahl der verzweigten Haare (Sternhaare) wie die der einfachen Haare ist größer. Eine Gesetzmäßigkeit derart, daß die Anzahl der Haare indirekt proportional der Blattoberfläche sei, war nicht herauszufinden. Die Zahlenergebnisse sind zu sprunghaft, so daß die ursprünglich angenommene Meinung, daß die Haare durch das Wachstum des Blattes nur auseinander rücken, nicht zu beweisen war. Trotzdem waren die Untersuchungen besonders wertvoll für die allgemeine Aufklärung über Bau, Art und Verteilung der Haare auf den Blättern der *Sparmannia africana*. Außerdem ergab sich aus diesen Untersuchungen die später beschriebene und allgemein angewendete Untersuchungsmethode. Man unterscheidet bei der *Sparmannia africana* einfache, einzellige und verzweigte Haar- gebilde. Die Behaarung der Tiliaceae besteht aus einfachen, einzelligen oder einzellreihigen Haaren, aus Büschelhaaren, Schildhaaren und Drüsenhaaren (Solereder 1899). Die Verzweigung kann verschieden sein.

$$1) \text{ Formverhältnis} = \frac{\text{Anzahl der einfachen Haare}}{\text{Anzahl der verzweigten Haare}}$$

IV. Die Nährlösungen.

Will man den Einfluß bestimmter Ernährungsfaktoren auf irgendwelche Lebenserscheinung der Pflanze durch Wasserkulturen prüfen, so kann man in bezug auf die Nährlösungen im allgemeinen drei Wege einschlagen:

Man verwendet sogenannte Einzelsalzlösungen. Diese Nährlösungen bestehen nur aus Wasser und dem in veränderlicher Konzentration darin enthaltenem Salz, dessen Wirkung man untersuchen will. Es ist schon lange bekannt, daß die reinen Salzlösungen, auch in großer Verdünnung, abnorme physiologische Reaktionen in Zellen und Geweben hervorrufen. Für die Untersuchungen in dieser Arbeit, bei denen eine längere Versuchsdauer ohne weiteres vorauszusehen war, kamen reine Salzlösungen als Kulturflüssigkeiten nicht in Frage.

Die zweite Möglichkeit besteht darin, daß man immer mit der vollen Nährlösung arbeitet, dieser aber die entsprechenden Elemente, deren Wirkung genauer festgestellt werden soll, in besonders hohem Maße zugibt. Auch diese Möglichkeit schied für die vorliegenden Versuche aus, da nach den Vorversuchen kaum eine eindeutige Wirkung zu erwarten war.

Man muß nämlich bedenken, daß die Wirkung an einer Stelle abgelesen werden sollte, die am weitesten vom Aufnahmeort, der Wurzel, entfernt lag. Nach den bisherigen Erfahrungen gleicht die Pflanze die mangelhafte oder übermäßige Aufnahme von Salzen sobald als möglich bei der Stoffwanderung wieder aus (Tobler, Hansteen-Cranner).

Für die Untersuchungen über den Einfluß bestimmter Ernährungsfaktoren auf die Haarentwicklung bei Pflanzen kamen nur die sogenannten „balancierten“ Lösungen in Frage. Diese Lösungen sind vollständig mit Ausschluß eines notwendigen Salzes, das bisweilen durch ein entsprechendes mit gleichem Kation oder Anion ersetzt wurde. Der Vorteil dieser Lösungen besteht darin, daß die Salzkonzentration der Nährlösung die gleiche bleibt, und daß ein Salz, das meistens für ein fehlendes gegeben wurde, im Überschuß vorhanden ist. Für die „balancierten“ Nährlösungen sprach auch die ziemlich lange Versuchsdauer.

Von den in der Lösungsübersicht angegebenen Lösungen wurde je 1 l als Standardlösung angesetzt, und zwar 10fach normal. Aus der Übersicht geht hervor, daß die Bestandteile in bezug auf ihr Molekulargewicht im gleichen Verhältnis in der Lösung vorhanden sind (4:1:1:1). Für den Versuch wurde die Lösung mit destilliertem Wasser auf 0,08—0,09% verdünnt, so daß die Pflanze in einer ca. 0,1%igen

Lösung stand. Zur Vermeidung von Chlorose wurden Spuren von Ferrophosphat zugegeben (Lösung VI erhielt Ferrichlorid).

Der pH-Wert der Lösungen wurde kolorimetrisch mit Hilfe von Mercks Universalindikator bestimmt. Die Lösungen wurden neutral gehalten.

Übersicht der Lösungen.

Vorbemerkung: Die Lösungen II, III und V wurden nach den Ergebnissen der Voruntersuchungen für die Hauptversuche nicht verwendet. Ihre Zusammensetzung ist deshalb nicht angegeben.

Lösung I			Lösung IV		
Ca(NO ₃) ₂	M. G. 102,18	1,0218 g	CaCl ₂	M. G. 110,32	1,1032 g
KCl	74,56	0,1864 g	KCl		0,1864 g
MgSO ₄	120,39	0,3009 g	MgSO ₄		0,3009 g
KH ₂ PO ₄	136,16	0,3404 g	KH ₂ PO ₄		0,3404 g
Lösung VI			Lösung VII		
Ca(NO ₃) ₂		1,0218 g	NaNO ₃	M. G. 85,01	0,4251 g
KCl		0,3780 g	Ca(NO ₃) ₂		0,1022 g
MgSO ₄		0,3009 g	KCl		0,1864 g
			MgSO ₄		0,3009 g
			KH ₂ PO ₄		0,3404 g
Lösung VIII			Lösung IX		
Ca(NO ₃) ₂		1,0218 g	Ca(NO ₃) ₂		0,5109 g
MgSO ₄		0,3009 g	KCl		0,7456 g
Mg ₃ (PO ₄) ₂	M. G. 263,06	0,6576 g	KH ₂ PO ₄		0,6808 g
Lösung X			Lösung XI		
Ca(NO ₃) ₂		2,5545 g	KH ₂ PO ₄		1,3616 g
MgSO ₄		0,3009 g	Ca(NO ₃) ₂		0,2555 g
KH ₂ PO ₄		0,3404 g	MgSO ₄		0,3009 g

V. Hauptversuche.

1. Die Versuchsanordnung.

a) Stecklinge.

Die von einer älteren *Sparmannia africana* abgeschnittenen Seitentriebe wurden in einem Gewächshaus des Dresdner Botanischen Gartens zur Bewurzelung in Sand gesteckt. Nach genügendem Wurzelansatz (4—6 Wochen) mußten sie 2 Tage in destilliertes Wasser gesteckt werden, um alle sandigen und erdigen Bestandteile zu beseitigen. Nach nochmaligem, sorgfältigem Spülen in destilliertem Wasser wurden sie in 1½-l-Gläsern, die zur Verhütung von Algenansatz mit schwarzem Papier umwickelt waren, zwischen Watte und ausgekochtem Kork angesetzt. Wöchentlich einmal wurde die Lösung durchlüftet, die Flüssig-

keit durch destilliertes Wasser ergänzt und die Watte erneuert. Zur Untersuchung gelangte dann das dritte oder vierte von der Pflanze neu gebildete Blatt. Die Zeit bis zu diesem Blattansatz war bei den einzelnen Untersuchungsobjekten verschieden.

Sparmannia africana ca. 6 Wochen

Hedera helix „ 8 „

Hedera colchica „ 12 „

(Bei *Hedera colchica* mußte meistens auf das dritte Blatt verzichtet werden. Zur Untersuchung gelangte das erste oder zweite neugebildete Blatt.)

Besondere Aufmerksamkeit beanspruchten die Wurzeln, da sie leicht in Fäulnis übergingen. Sobald genügend neue Wurzeln in der Lösung gebildet waren, wurden die ursprünglich im Sand gebildeten Wurzeln abgeschnitten. Immer wurde beobachtet, daß die im Lösungsversuch gebildeten Wurzeln dünner und zarter waren als die Wurzeln der Freilandpflanze.

b) Keimlinge.

War der Wurzelsproß kräftig genug (ca. $\frac{1}{2}$ cm lang), so wurde der Keimling in Petrischalen auf Watte in die entsprechende Lösung gegeben. Nach ca. 3 Tagen waren die Keimlinge meistens so weit, daß die Keimblätter sichtbar wurden. Nun kam die junge Pflanze in kleine Standgläser von 50 cm³ Inhalt. Sie wurden an der Seite eines schwimmenden Korkes in 0,05-normale Lösung gegeben.

Auch hier bewährte sich der schwimmende Kork besonders gut, da die kleinen Wurzelsprosse niemals längere Zeit ohne Feuchtigkeit sein durften.

Während die Pflanzen in diesen kleinen Gläsern zu 8—10 Stück zusammen waren, wurden sie bei genügender Größe, d. h. nach vollkommener Entwicklung der Keimblätter, einzeln nach Art der Stecklinge in Flaschen von 80 cm³ bzw. 250 cm³ angesetzt. Meistens kam das erste oder zweite Folgeblatt zur mikroskopischen Untersuchung.

2. Keimblattuntersuchungen.

Durch eine zufällige Beobachtung tauchte der Gedanke auf, daß schon bei den Keimblättern, infolge der Keimung der Samen in verschiedenen Lösungen, Unterschiede irgendwelcher Art zu bemerken seien. Genaue Untersuchungen waren aber nur noch bei den Keimblättern der Lösungen I, IV, VIII und IX möglich, da für die übrigen Lösungen kein Material mehr da war. Die Keimblätter wurden zunächst

durch Kochen in Alkohol entfärbt und dann in einem Glyzerin-Wasser-Gemisch mikroskopisch untersucht. Fig. 1—4 zeigen einige Ergebnisse.

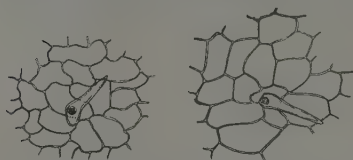


Fig. 1. Keimblatt (Epidermis) *Sparmannia palmata* I.

Fig. 2. Keimblatt (Epidermis) *Sparmannia palmata* IV.



Fig. 3. Keimblatt (Rand) *Sparmannia africana*. IX.

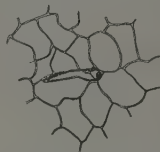


Fig. 4. Keimblatt (Epidermis) *Sparmannia palmata* VIII.

Fig. 1—4. Keimblätter von Sämlingen, die in verschiedenen Lösungen zur Keimung gelangen.

den Keimblattoberseiten festgestellt werden. Es waren einfache, kurze Haare. Mehr Haare waren am Rande zu finden, wo übrigens auch noch Drüsenhaare ausgebildet waren.

3. Die Einzelergebnisse für Sämlinge in verschiedenen Lösungen.

Lösung I (Fig. 5—10).

Diese Lösung ist als Vergleichslösung angesetzt, um die allgemeinen Veränderungen, die sich immer beim Übergang aus dem Freiland in die Lösung ergeben, festzuhalten. Beim Vergleich der Untersuchungsergebnisse dieser normalen Lösung mit dem Befund einer Freilandpflanze stellt sich heraus, daß die Dichte der Behaarung gleichgroß ist. Das Verhältnis zwischen einfachen und verzweigten Haaren (Formverhältnis) ist stark zugunsten der einfachen Haare verschoben.

Freiland- bzw. Topfpflanze: 4:1, 5:1.

Nährlösungspflanze: 9:1, 15:1, 12:1.

Das Ergebnis der *Sparmannia palmata* stimmt gut mit den Beobachtungen bei *Sparmannia africana* überein.

Wenn auch im allgemeinen die Haare ziemlich zahlreich sind, so sind sie doch verhältnismäßig lang und dünn.

Fig. 7 zeigt die normalen, einfachen, durch wenig Spitzen besonders gekennzeichneten Haare der *Berteroa incana* aus der Lösung I.

Lösung IV (Fig. 11—16).

a) *Sparmannia africana* (Fig. 11, 12): Großer Unterschied in der Haargröße zwischen Keimpflanze und Steckling. Das Verhältnis zwischen

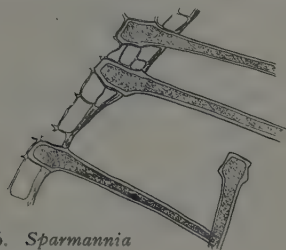


Fig. 5. *Sparmannia africana* I.

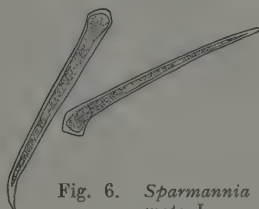


Fig. 6. *Sparmannia palmata* I.

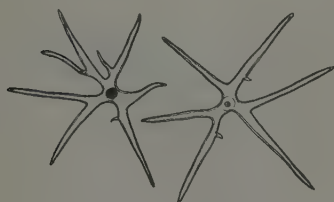


Fig. 7. *Berteroa incana* I.

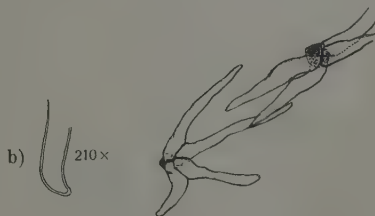


Fig. 8. Stiel, *Hedera helix* I.

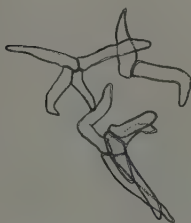


Fig. 9. Blatt, *Hedera helix* I.



Fig. 10. *Hedera colchica* I.

Fig. 5—10. Blätter aus der Vergleichslösung I. Sämlinge von *Sparmannia africana*, *Sparmannia palmata* und *Berteroa incana*. Stecklinge der *Hedera*-Arten.

einfachen und verzweigten Haaren (Formverhältnis) hat sich sehr zugunsten der verzweigten Haare verschoben (1:2, 1:3).

b) *Sparmannia palmata* (Fig. 13): Ebenfalls viele mehrstrahlige Haare. Formverhältnis 1:2 und 1:3.

c) *Berteroa incana* (Fig. 14): Hauptsächlich kräftige Haare ohne besondere Merkmale.

Die Stecklinge haben sehr gut auf den Ernährungsunterschied reagiert. *Hedera helix* (Fig. 15) ist besonders reich an 6—8strahligen Haaren.

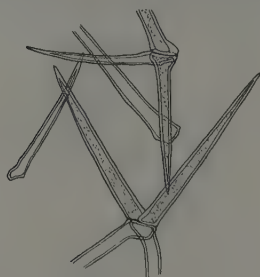


Fig. 11. *Sparmannia africana* IV (VIII).

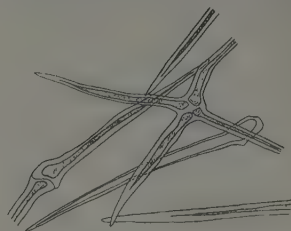


Fig. 12. *Sparmannia africana* IV (IX).

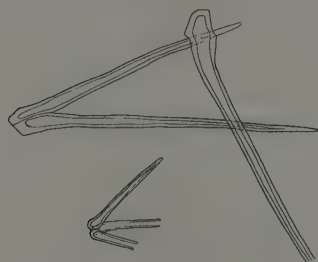


Fig. 13. *Sparmannia palmata* IV.

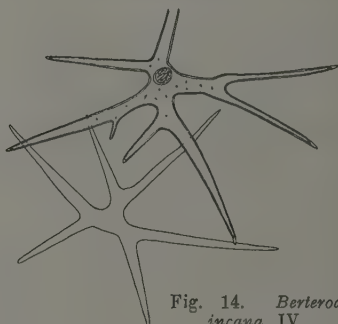


Fig. 14. *Berteroa incana* IV.

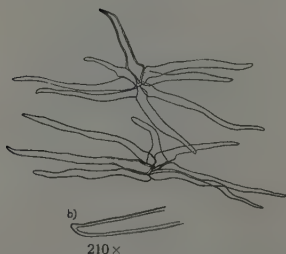


Fig. 15. *Hedera helix* IV.



Fig. 16. *Hedera colchica* IV.

Fig. 11—16. Blätter aus der Lösung IV. Sämlinge von *Sparmannia africana*, *Sparmannia palmata* und *Berteroa incana*. Stecklinge der *Hedera*-Arten.

Während bei Lösung I nur selten so starke Verzweigung auftrat, kann man hier 25—30% Sternhaare mit 6—8facher Verzweigung beobachten.

Hedera colchica (Fig. 16) bringt vorwiegend gestreckte Schuppenhaare, aber auch hier eine deutliche Tendenz für lange und dünne Haare.

Ergebnis:

Sehr dichte Behaarung, stark verzweigte (Formverhältnis 1:2 bis 1:3) und lange dünne Haare mit dicker Wand.

Lösung X (Fig. 17—22).

a) *Sparmannia africana* (Fig. 17, 18):

Kein bemerkenswerter Unterschied in

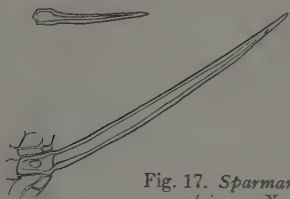


Fig. 17. *Sparmannia africana* X.

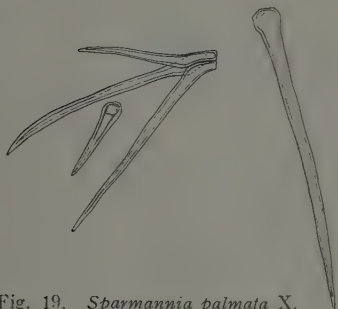


Fig. 19. *Sparmannia palmata* X.

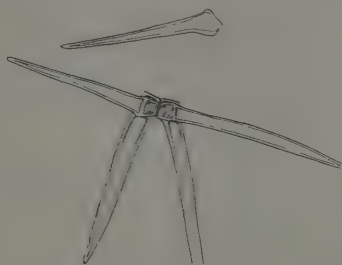


Fig. 18. *Sparmannia africana* X.

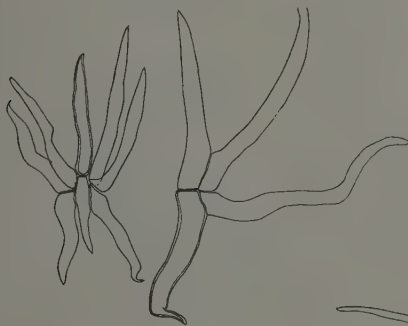


Fig. 21. *Hedera helix* X.

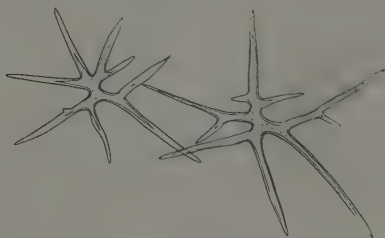


Fig. 20. *Berteroa incana* X.

Fig. 17—22. Blätter aus der Lösung X. Sämlinge von *Sparmannia africana*, *Sparmannia palmata* und *Berteroa incana*. Stecklinge der *Hedera*-Arten.

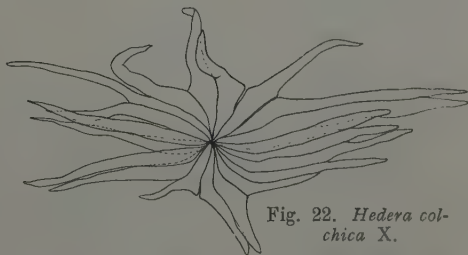


Fig. 22. *Hedera colchica* X.

der Haargröße zwischen Keimpflanze und Steckling. Verhältnis zwischen einfachen und verzweigten Haaren (Formverhältnis 1:1). Sternhaare

(4strahlige) treten seltener auf, dafür 2- und 3strahlige. Neben kurzen Formen sind in gleicher Anzahl lange, kräftige Formen anzutreffen.

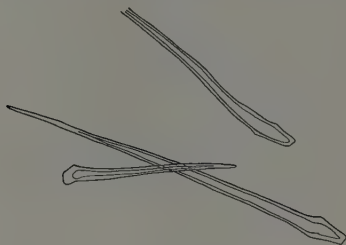
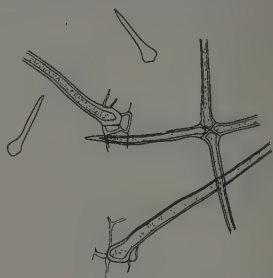
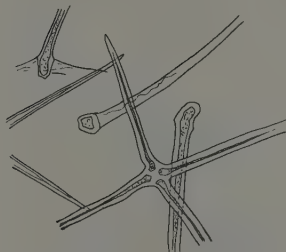
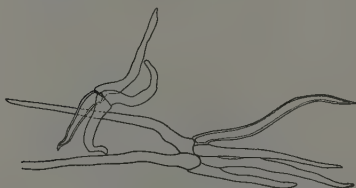
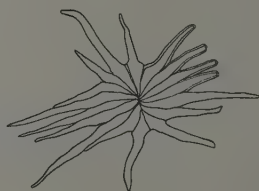
Fig. 23. *Sparmannia palmata* VI.Fig. 24. *Sparmannia africana* VI.Fig. 25. *Berteroa incana* VI (VIII).Fig. 26. *Berteroa incana* VI.Fig. 27. *Hedera helix*.Fig. 28. *Hedera cholchica* VI.

Fig. 23—28. Blätter aus der Lösung VI. Sämlinge von *Sparmannia africana*, *Sparmannia palmata* und *Berteroa incana*. Stecklinge der *Hedera*-Arten.

b) *Sparmannia palmata* (Fig. 19): zeigt die gleichen Verhältnisse wie bei a).

c) *Berteroa incana* (Fig. 20): Interessante verzweigte Formen mit sehr dicker Wand.

Die Stecklinge von *Hedera* zeigen beide große, kräftige, stark verzweigte Formen. Teilweise sind es Riesenhaare, die bisher noch nicht beobachtet wurden (Fig. 21, 22). Auch *Hedera colchica* hat eine unruhige Form als Charakteristikum, wie die Knicungen in Fig. 22 zeigen.

Ergebnis:

Neben kurzen, kräftigen Haaren treten bei mittelstarker bis schwacher Behaarung und einem Formverhältnis 1:1 und 2:1 gleichviel lange Haare mit dicker Wand auf.

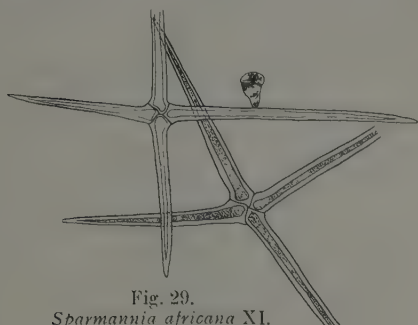


Fig. 29.
Sparmannia africana XI.

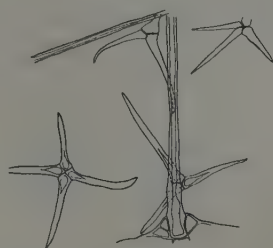


Fig. 30. *Sparmannia palmata* XI.

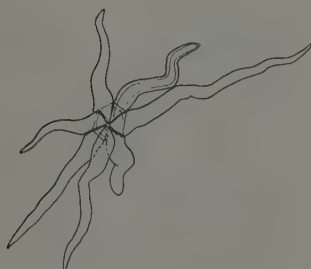


Fig. 31.
Hedera helix XI.

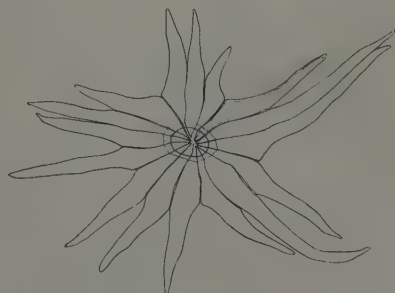


Fig. 32. *Hedera colchica* XI.

Fig. 29—32. Blätter aus der Lösung XI. Sämlinge von *Sparmannia africana* und *Sparmannia palmata*. Stecklinge der *Hedera*-Arten.

Lösung VI (Fig. 23—28).

Alle Pflanzenarten zeigen gute Übereinstimmung in den allgemeinen Beobachtungen, so daß eine Einzelbesprechung unnötig ist. — Die *Sparmannia africana* (Fig. 25) ist besonders interessant, weil sie eine der wenigen Pflanzen ist, bei der die Überführung aus einer Lösung (VIII) in die andere (VI) für längere Zeit gelungen ist. Man bemerkt noch deutlich

die charakteristischen Eigenschaften der K-freien Lösung: viel Sternhaare und keine Ansätze.

Ergebnis:

Mittelmäßige Behaarungsdichte und normales Formverhältnis (4:1 und 3:1). Neben langen Haaren treten häufig ganz kurze Ansätze (Fig. 24, 27) auf, die ganz einfach gebaut sind. Besonders bemerkenswert sind die oft auftretenden Strahlenknickungen (Fig. 26, 28), von denen eigentlich nur das Schuppenhaar der *Hedera colchica* ganz frei ist.

Lösung XI (Fig. 29—32).

Diese Lösung wurde verhältnismäßig spät angesetzt, so daß keine Ergebnisse für

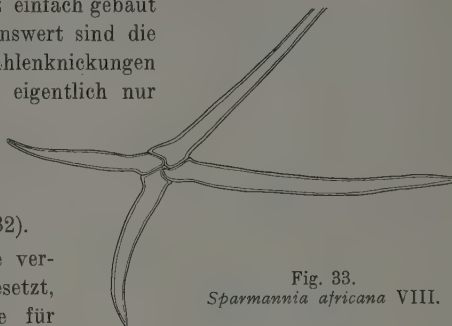


Fig. 33.
Sparmannia africana VIII.

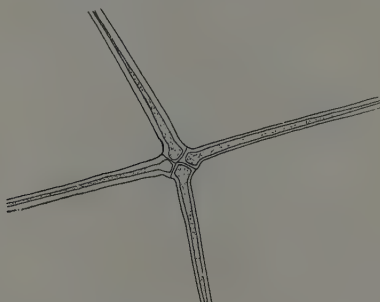


Fig. 34. *Sparmannia palmata* VIII.



Fig. 35. *Berteroa incana* VIII.

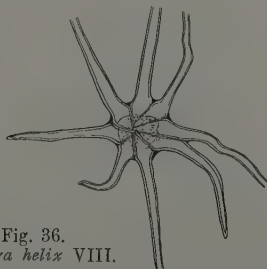


Fig. 36.
Hedera helix VIII.

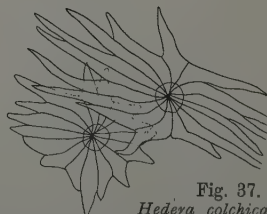


Fig. 37.
Hedera colchica VIII.

Fig. 33—37. Blätter aus der Lösung VIII. Sämlinge von *Sparmannia africana*, *Sparmannia palmata* und *Berteroa incana*. Stecklinge der *Hedera*-Arten.

Stecklinge der *Sparmannia africana* und für Keimlinge von *Berteroa incana* vorhanden sind.

Bei *Sparmannia palmata* (Fig. 30) fällt besonders die Tendenz zur Dreistrahligkeit auf.

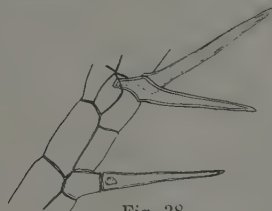


Fig. 38.
Sparmannia africana IX.



Fig. 39.
Sparmannia africana IX.



Fig. 40. *Sparmannia palmata* IX.

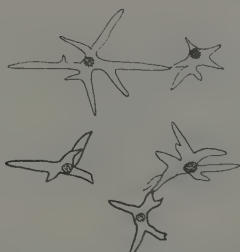


Fig. 41. *Berteroa incana* IX.

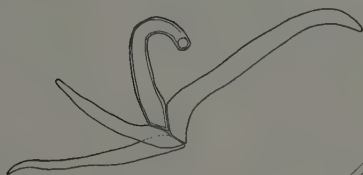


Fig. 42. *Hedera helix* IX.

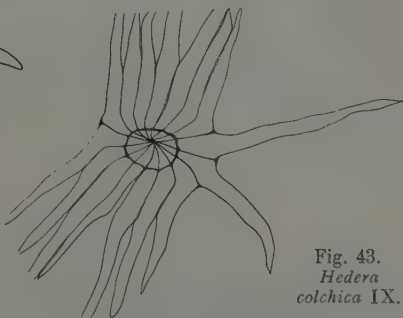


Fig. 43.
Hedera colchica IX.

Fig. 38–43. Blätter aus der Lösung IX. Sämlinge von *Sparmannia africana*, *Sparmannia palmata* und *Berteroa incana*. Stecklinge der *Hedera*-Arten.

Ergebnis:

Alle Pflanzen zeigen sehr dichte Behaarung. Die verzweigten Haare sind in der Überzahl. Formverhältnis 2:5–2:6. Die Haare sind in der Gestalt normal, besitzen aber eine auffällig dicke Wand.

Lösung VIII (Fig. 33—37).

Hedera helix (Fig. 36) bringt mehrere solche ungewöhnlich starke, verzweigte Haare hervor, die besonders groß sind.

Hedera colchica (Fig. 37) zeigt außer der verhältnismäßig dichten Behaarung keine Besonderheiten, obwohl reicher Blattansatz beobachtet wurde.

Ergebnis:

Geringe Behaarungsdichte. Das Formverhältnis ist stark zugunsten der verzweigten Haare verschoben (1:2, 1:3). Alle anderen Werte sind Durchschnittswerte ohne Besonderheiten.

Lösung IX (Fig. 38—43).

Es zeigen eigentlich nur die Keimlinge die einheitlichen Wirkungen dieser Lösung. Die *Hedera*-Stecklinge fallen stark ab, wenn auch bei *Hedera helix* (Fig. 42) deutlich die Tendenz zum normalen 4strahligen Haar der Kulturpflanze aus Lösung I vorhanden ist, so sind doch die Haare kräftiger und dichter als gewöhnlich.

Ergebnis:

Bei den Keimlingen kann man im allgemeinen von geringer Dichte sprechen mit besonders auffallenden Kümmerformen (Fig. 38, 39, 41). Das Formverhältnis beträgt 2:1 und 3:1. Vierstrahligkeit ist bei *Sparmannia* sehr selten anzutreffen, meistens nur Zweistrahligkeit. Besonders hervorzuheben ist die große Anzahl von Drüsenhaaren (Fig. 39). Bei den Stecklingen ist die Wirkung uneinheitlich. *Hedera helix* und *Hedera colchica* zeigen starke Behaarung und im Gegensatz zu den Keimpflanzen lange, kräftige Formen.

Lösung VII (Fig. 44—49).

Sparmannia africana-Steckling (Fig. 46) zeigte allgemein so lange Haare, daß die gewöhnliche Vergrößerung ein Bild von ungeheurer Länge ergeben hätte, das ganze Haar mußte also bei 12facher Vergrößerung gezeichnet werden.

Ergebnis:

Wohl keine andere Lösung zeigt gleich einheitliche Ergebnisse wie Lösung VII. Die Behaarung ist dicht bis sehr dicht. Man beobachtet vorwiegend einfache Haare (Formverhältnis 3:2, 4:2). Die Haare sind sehr lang und dünn.

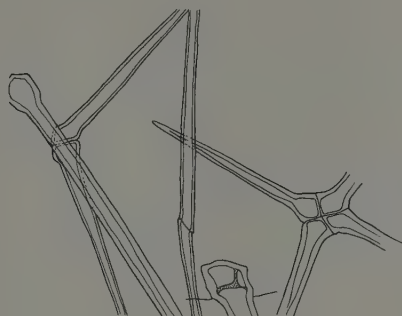


Fig. 44. *Sparmannia africana* VII.

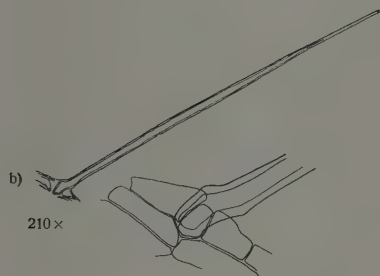


Fig. 46. Steckling, *Sparmannia africana* VII.

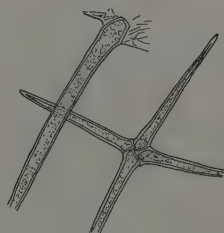


Fig. 45. *Sparmannia africana* VII.



Fig. 47. *Hedera helix* VII.

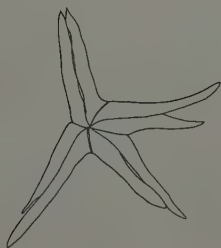


Fig. 48. *Hedera colchica* VII.



Fig. 49. *Hedera colchica* VII.

Fig. 44--49. Blätter aus der Lösung VII. Sämlinge von *Sparmannia africana*, *Sparmannia palmata* und *Berteroa incana*, Stecklinge von *Sparmannia africana* und der *Hedera*-Arten.

VI. Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Bei *Sparmannia africana* konnte eine gesetzmäßige Beziehung zwischen Dichte der Behaarung und Größe der Blattoberfläche durch statistische Untersuchungen nicht festgestellt werden.

2. Eine Beeinflussung der Haarentwicklung durch bestimmte Ernährungskomponenten ist erkennbar, wenigstens bei ausgesprochenem Mangel oder ausgesprochenem Überschuß.

3. Der Einfluß war nicht bei allen Pflanzenarten gleichgerichtet.

4. Bei der gleichen Art zeigen die älteren Pflanzen (Stecklinge) gleichfalls kein eindeutiges Ergebnis. Möglicherweise gleicht die erwachsene Pflanze den Mangel bzw. den Überfluß eines bestimmten Ernährungselementes wieder aus.

5. Bei Keimblättern von *Sparmannia africana* und *Sparmannia palmata* wurden nur auf der Oberseite einfache, kurze Haare beobachtet.

6. Bei extremem K-Mangel bildeten die Keimblätter besonders große Zellen aus.

7. Die Dichte der Behaarung wird allgemein besonders beeinflusst durch einen Antagonismus von K⁺ und Mg⁺⁺ einerseits und Ca⁺⁺ andererseits. Ist das Verhältnis dieser Ionen $\left(\frac{K^+ + Mg^{++}}{Ca^{++}}\right)$ zugunsten von K⁺ und Mg⁺⁺ in der Nährlösung verschoben, so beobachtet man sehr dichte Behaarung.

Gruppirt man die verwendeten Lösungen nach dem Verhältnis ihrer Anionen und Kationen, so erhält man die folgende Übersichtstabelle:

Tabelle 2.

Lösung	Ca ⁺⁺	K ⁺	Mg ⁺⁺	NO ₃ [']	Cl [']	H ₂ PO ₄ [']	SO ₄ ^{''}
I (Vergleichs)lösung	4	2	1	4	1	1	1
VII	1	10	2,5	2	1	1	1
XI	1	4	1	1	—	4	1
IV	4	2	1	—	5	1	1
VI	4	2	1	4	2	—	1
X	10	1	1	10	1	1	1
VIII	4	—	2	4	—	1	1
IX	1	3	—	2	4	2	—

Bei Betrachtung der Haardichte in Abhängigkeit von der Ernährung zerfallen die Lösungen in drei Gruppen (s. Übersichtstabelle):

1. Lösung VII, XI u. IV (dichter Haarwuchs),
2. Lösung VI (mittelmäßiger Haarwuchs),
3. Lösung X, VIII u. IX (schwacher Haarwuchs).

Die beiden Lösungen VII und X sind in ihren Ergebnissen eindeutig, sie lassen eine gute Erklärung zu, die auch mit den Ergebnissen anderer Forscher (Hansteen-Cranner, Tobler, Schmalfuß) übereinstimmen. Kaliüberschuß $\left(\text{Lösung VII } \frac{K + Na}{Ca} \sim \frac{10}{1} \right)$ fördert die Haarbildung, Ca-Überschuß $\left(\text{Lösung X } \frac{K}{Ca} \sim \frac{1}{10} \right)$ hemmt die Haarbildung. Das Ergebnis wird noch unterstützt durch das Ergebnis der Lösung XI $\left(\frac{K}{Ca} \sim \frac{4}{1} \right)$, die auch sehr starke Behaarung zeigt. Die Wirkungen der beiden Kationen sind zu erkennen.

Wie ist nun die dichte Behaarung der Lösung IV $\left(\frac{K}{Ca} \sim \frac{2}{4} \right)$ zu erklären? Aus diesem Versuche kann nicht ohne weiteres geschlossen werden, daß der Überschuß an Cl' die Ursache der überaus starken Behaarung ist. Die Deutung dieses Versuches muß offen bleiben.

Sehr interessante Ergebnisse zeigen drei Lösungen (IV, VI, IX) in bezug auf Strahlenzahl, Knickungen und Kümmerformen. In den drei genannten Lösungen, die diese auffälligen Erscheinungen zeigen, herrscht im Verhältnis der Anionen jedesmal Cl'-Reichtum bzw. Cl'-Überschuß. Ob hier eine gleiche Wirkung zu verzeichnen ist, wie Tobler hinsichtlich der Auflockerung der Bastfasern (1929) feststellt, muß genaueren Versuchen überlassen bleiben. Im übrigen scheinen bei Lösung IX $\left(\frac{K}{Ca} = \frac{3}{1} \right)$, bei der man eine dichte Behaarung erwarten sollte, der Cl'-Überschuß und vielleicht auch der NO_3' -Reichtum die Wirkung des Kaliums wieder aufzuheben (Tobler 1933).

Literatur.

De Bary, A., Vergleichende Anatomie der Pflanzen. 1877. — Netolitzky, F., Die Pflanzenhaare in Linsbauers Handbuch der Pflanzenanatomie, Abt. I, 2 (Hautgewebe), Bd. IV. — Pirschle, K., Der Mineralstoffwechsel in Fortschritte der Botanik II (1933). — Solereder, H., Systematische Anatomie der Dicotyledonen. Stuttgart 1899. — Tobler, Fr., Statistische Untersuchungen über den systematischen Wert der Sternhaare bei *Hedera*. Ztsch. f. induktive Abstammungs- und Vererbungslehre VII, 290 (1912). — Ders., Die Gattung *Hedera*. Jena 1912. — Ders., Der Einfluß des Kaliums auf die Bildung der Faserzellwand der Faserpflanzen. Ztsch. f. Pflanzenernährung, Düngung und Bodenkunde, Teil A, XIII, 4. 1929 (1). — Ders., Zur Kenntnis der Wirkung des Kaliums auf den Bau der Bastfasern. Jb. f. wiss. Bot. 71, 26. 1929 (2). — Ders., Weitere Beobachtungen über die Wirkung einzelner Stoffe auf den Bau der Bastfasern. Jb. f. wiss. Bot. 78, 295 (1933). — Warthiadi, D., Veränderungen d. Pflanzen unter dem Einfluß von Kalk und Magnesia. Diss. München 1911.

Genetische und zytologische Untersuchungen in der *Veronica*-Gruppe *Fruticulosa* der Sektion *Veronicastrum*.

Von **Richard Beatus.**

Mit 9 Abbildungen im Text und Tafel I.

(Aus dem Botanischen Institut der Universität Tübingen.)

Einleitung.

Die Gattung *Veronica* ist mit ihren zahlreichen Arten und Unterarten schon vielfach Gegenstand der Untersuchung gewesen. Neben der Lösung von Einzelproblemen verfolgte der größere Teil dieser Arbeiten den Zweck, die verwandtschaftlichen Verhältnisse innerhalb der Gattung zu klären. Als erster gab Wettstein in Englers Pflanzenfamilien eine vorläufige Übersicht über die natürlichen Zusammenhänge; ihm folgten zahlreiche Autoren, die in dieser Richtung einzelne Sektionen oder Gruppen bearbeiteten (Jordan, E. Lehmann, Schrader, Schuster, Watzl u. a.). Die letzte größere Zusammenstellung, die die Arten der Gattung *Veronica* in ihren natürlichen Verwandtschaftsverhältnissen zeigt, machte Römpf (1928).

Der starke Aufschwung der Genetik und Zytologie in neuester Zeit brachte es mit sich, daß auch diese Forschungszweige in den Dienst der Systematik gestellt wurden. Unter diesem Gesichtspunkt wurden in den letzten Jahren die Sektionen *Pseudolysimachia* Koch von Härle und Graze, *Beccabunga* von Schlenker und *Alsinebe* von Hofelich näher untersucht. Die vorliegende Arbeit schlägt bei der Klärung der verwandtschaftlichen Beziehungen innerhalb der Gruppe *Fruticulosa* denselben Weg ein.

Die Verwandtschaftsgruppe *Fruticulosa* der Sektion *Veronicastrum* umfaßt nach Römpf (1928) die beiden Arten *Veronica fruticans* Jacq. und *Veronica fruticulosa* L. Beide Formen sind einander sehr ähnlich, so daß manche Autoren die Trennung in zwei besondere Arten für überflüssig halten und *V. fruticans* Jacq. als Unterart von *V. fruticulosa* L. betrachten. (Vgl. Römpf 1928, S. 31. Dort auch die Synonyme.) Geringe Abweichungen bestehen in der Blütenfarbe, der Behaarung, der

Wuchsform und der Kapselgestalt. Ich bringe nachstehend die Diagnosen, wie sie Schinz und Keller in der Exkursionsflora der Schweiz (4. Aufl. 1923) geben¹⁾:

Veronica fruticulosa L., Sträuchlein Ehrenpreis. 2; Krone hellrot mit roten Adern, 10–20(–30) cm. Stengel am Grunde holzig, meist steif aufrecht, verästelt; Zweige aufsteigend. Laubblätter länglich, stumpf, etwas gekerbt, untere kleiner. Blütenstand endständig, zur Zeit der Blüte \pm verlängert, Blütenstiele drüsigflaumig, Fruchtknoten zur Blütezeit drüsig behaart. Frucht oval, seicht ausgerandet. Juli.

Veronica fruticans Jacq., Strauch Ehrenpreis. 2; Krone blau, 15–20(–25) cm. Stengel meist bogig, am Grunde verästelt, Zweige aufsteigend. Laubblätter länglich oder elliptisch etwas gekerbt, untere kleiner. Blütenstand endständig. Blütenstiele und Fruchtknoten zur Blütezeit drüsenlos behaart. Frucht eiförmig, oberwärts verschmälert, kaum ausgerandet. Juli.

Auf Exkursionen stößt man nun hin und wieder auf Formen, die sich weder *V. fruticulosa* L. noch *V. fruticans* Jacq.²⁾ zuordnen lassen. Einzelne charakteristische Merkmale können unter den beiden Arten ausgetauscht sein. So mag beispielsweise Kapselgestalt, Wuchsform oder Blütenfarbe *V. fruticans* ähnlich sein, während Blütenstiel-, Kelch- und Kapselbehaarung *V. fruticulosa* gleichen. Auch bei der Durchsicht von Herbarmaterial (Berlin, Brünn, Moskau und Wien) trifft man solche Zwischenformen (wobei sich allerdings über die Blütenfarbe nichts aussagen läßt).

In der floristischen Literatur sind diese Übergänge als Variationen und Formen beschrieben. Von *V. fruticulosa* wird in der Hegischen Flora von Mitteleuropa nur eine Abart, *var. procurrens* genannt, die von Briquet am Oeschinensee (Berner Oberland) beobachtet wurde. Größerer Formenreichtum findet sich bei *V. fruticans*. M. Vogt entdeckte eine *f. glandulifera* an den Churfürsten, bei welcher Blütenstiele und Kelch stark drüsig sind, die Kapseln dagegen weniger Drüsen aufweisen. G. Beck (nach Hegi) unterscheidet eine *f. dentifera* mit grob gezähnten Blättern, Vierhapper stellt nach der Breite der Blätter eine *f. angusta* und eine *f. lata* auf, und Dieck (nach Dalla Torre-Sarntheim) trennt nach der Blütenfarbe eine *var. albiflora* und eine *var. rubriflora* ab.

Die vorliegende Arbeit entsprang dem Wunsch, in das Durcheinander von Formen, die als *V. fruticulosa* und *V. fruticans* im Botanischen Garten Tübingen auf dem Alpinum gezogen wurden, Ordnung zu bringen. Die Untersuchungen wurden im Jahre 1928 begonnen und sind im Jahre 1935 zu einem vorläufigen Abschluß gekommen, als die Hauptaufgabe

1) Die Unterschiede zwischen den beiden Arten sind vom Verf. gesperrt.

2) Wenn im folgenden von *V. fruticulosa* und *V. fruticans* die Rede ist, so ist damit stets *V. fruticulosa* L. und *V. fruticans* Jacq. gemeint.

gelöst war. Es konnte nachgewiesen werden, daß sich *V. fruticulosa* L. und *V. fruticans* Jacq. leicht miteinander kreuzen lassen und für das Vorkommen der Zwischenformen Bastardierungen verantwortlich zu machen sind.

I. Versuchsmaterial und Methodik.

Die Pflanzen zu meiner experimentellen Arbeit lieferte mir zunächst der Botanische Garten Tübingen. Die als *V. fruticans* bezeichneten Formen hatten von früheren Versuchen her die Nr. 43, 2650 und 2654, die Töpfe mit *V. fruticulosa* die Nr. 63, 2653 E und 2653 F. Über die Herkunft dieser Pflanzen war nichts Näheres mehr festzustellen.

„*V. fruticans*“ erwies sich leider als nicht konstant. 1932 gelang es mir endlich nach vieler Mühe, einwandfreie Versuchsexemplare zu bekommen. Besonders dankbar bin ich hierfür Herrn G. Gruber, Kustos am Naturhistorischen Museum in Dornbirn, der mir aus dem Rhetikon *V. fruticans* besorgte. Auf einer Exkursion des Botanischen Instituts Tübingen ins Dachsteingebirge und in die Karawanken sammelte ich weiteres Material. Eine andere Sendung erhielt ich von Zürs am Arlbergpaß.

Die *V. fruticulosa*, die ich zu meinen Versuchen verwendete, stammte in der Hauptsache aus dem Botanischen Garten Tübingen. Außerdem stand mir Material vom Grünten bei Oberstdorf und aus dem Botanischen Garten Straßburg zur Verfügung. Herr G. Gruber, Dornbirn, schickte mir *V. fruticulosa* aus dem hinteren Bregenzer Wald.

Die Pflanzen der verschiedenen Sendungen wurden einzeln in Töpfe gesetzt und zur Bestäubung in mit Gaze bespannte Isolationskästchen gebracht. Die Kastration und Bestäubung der Blüten gelang leicht. Der Samenansatz bei den Kreuzungen war nicht in allen Fällen gleich gut. Ich mußte daher sehr viele Bestäubungen ausführen. Wahrscheinlich hat der Aufenthalt in den Isolationskästchen den Pflanzen nicht zugesagt. Die erhaltenen Samen wurden in Töpfe ausgesät und in ein ungeheiztes Versuchshaus gestellt. 1929 erhielt ich sehr wenig Keimlinge, was auf die Unkenntnis des Keimverhaltens der Samen zurückzuführen war. Die Samen müssen mehrere Male durchfrieren, bevor sie keimen. In den folgenden Jahren habe ich die Aussaatöpfe den ganzen Winter im Freien stehen lassen, wo sie jeder Witterung ausgesetzt waren. Im Frühjahr wurden sie dann ins Versuchshaus gebracht und nach einigen Wochen die Keimlinge pikiert. Da nach dieser Zeit noch nicht alle Samen aufgegangen waren, wurden die Töpfe einen zweiten Winter der Einwirkung des Frostes überlassen. Die Keimung ist auch dann noch nicht 100%, aber doch zahlreich genug, um die Versuche mit genügend Pflanzen fortführen zu können.

Die Aufzucht der Keimlinge bereitet keine Schwierigkeiten; die jungen Pflanzen gelangen erst im zweiten oder dritten Jahr zur Blüte.

II. Das Versuchsmaterial und sein Verhalten bei Selbstbestäubung.

Die Selbstbestäubung des Versuchsmaterials und die Untersuchung der daraus hervorgehenden Generationen sollte die Frage klären, ob es sich um reine Formen handelt und in welchen Grenzen die charakteristischen Artmerkmale variieren.

a) *Veronica fruticans* Jacq.

Die im Dachsteingebiet in der Nähe der Guttenberghütte gesammelten *V. fruticans*-Pflanzen erhielten die Bezeichnung Dachstein 1—3. Sie waren nahezu verblüht, doch gelang es, wenigstens einige Blüten selbstzubestäuben.

Pflanze D 1 lieferte die Nachkommenschaft Nr. 3227; Pflanze D 2 Nr. 3228; Pflanze D 3 Nr. 3229.

Wir wollen diese Nachkommenschaften einer kurzen Betrachtung unterziehen.

Nr. 3227 (Taf. I, Fig. 2): Sämtliche Individuen sind typisch *V. fruticans*: Die Blüte ist dunkelblau mit einem violettroten Schlundring. Die Höhe der Pflanzen beträgt in keinem Fall mehr als 15 cm, meist wurden nicht einmal 10 cm erreicht. Der Stengel verläuft zunächst bogig kriechend, um dann \pm senkrecht aufzusteigen. Die Zweige liegen ein kürzeres oder längeres Stück (1—3 cm) horizontal, und wachsen dann gleichfalls \pm senkrecht nach oben. Die Blätter sind ganzrandig, nicht gekerbt, wie in vielen Beschreibungen ausschließlich angegeben wird. Die Behaarung ist durchweg drüsenlos, die Haare sind hakig gebogen und anliegend. Die Blütentraube ist locker und wenigblütig; sie ist von der dichten *V. fruticulosa*-Traube leicht zu unterscheiden. Die Blütenstiele sind $1\frac{1}{2}$ —2 (— $2\frac{1}{2}$) mal so lang als die Kelchblätter.

Nr. 3228 bietet dasselbe Bild wie Nr. 3227. Ich habe hier die durchschnittliche Blütenzahl einer Traube ausgerechnet; sie beträgt 4,2, und steht in auffallendem Gegensatz zur Durchschnittszahl bei *V. fruticulosa*, die meist das Doppelte ausmacht.

Nr. 3229 weicht von 3227 und 3228 nicht ab.

Außer den Stammpflanzen D 1, D 2 und D 3 wurden auch Stecklinge dieser Pflanzen auf ihr Verhalten geprüft. Sie wurden zum Teil erst 1933 selbstbestäubt; die jungen Pflanzen kamen 1935 zur Blüte. Auch sie ergaben eine völlig einheitliche, *V. fruticans* gleiche Generation.

Die *V. fruticans* von Zürs am Arlbergpaß und von der Tilisunahütte im Rhaetikon haben im Gegensatz zu den Pflanzen aus dem Dachsteingebirge gekerbte Blätter. In Blütenfarbe, Wuchsform und Kapselgestalt war kein Unterschied festzustellen. Die mittlere Blütenzahl einer Traube ist bei den Formen von der Tilisunahütte 2,4, bei den Pflanzen von Zürs 3,4, also geringer als bei den Dachsteinpflanzen.

Eine der Zürser Pflanzen lieferte durch Selbstbestäubung die Nachkommenschaft 3244. Sie hat etwas größere Blüten als die Elternpflanze, außerdem ist das obere Blumenblatt sehr häufig gespalten, so daß der Eindruck einer 5-blättrigen Krone entsteht. In den übrigen Merkmalen gleicht sie einer typischen *V. fruticans*.

Die Besprechung der als *V. fruticans* bezeichneten Pflanzen des Botanischen Gartens Tübingen möchte ich hier noch nicht geben, da es sich bei ihnen um Bastarde handelt.

b) *Veronica fruticulosa* L.

Die Versuchsexemplare von *V. fruticulosa* aus dem Tübinger Botanischen Garten zeigten die für diese Art charakteristischen Merkmale in reiner Form und waren bei Selbstbestäubung im wesentlichen konstant. Pflanze 2653 F gab Nr. 3037 (Taf. I, Fig. 1) den Ursprung. Von den 94 Pflanzen haben 92 Anfang bis Ende Juni geblüht. Die Blütenfarbe war bei den einzelnen Individuen nicht einheitlich. Ich teilte sie in drei Gruppen ein, die mit folgenden Zahlen vertreten waren:

rosa — fast weiß 28; rotviolett 43; dunkelrotviolett 21.

Diese Zahlen entsprechen ungefähr dem Verhältnis 1:2:1. Bei 92 Individuen sind die theoretisch erforderlichen Mendelzahlen 23:46:23. Demnach muß es sich

bei 2653 F um eine Heterozygote Ff handeln, die einen Faktor für dunkleres Rot (F) und einen Faktor für helleres Rot (f) enthält¹).

Im Gegensatz zur Blütenfarbe sind die Differenzen bei den anderen Merkmalen so gering, daß man sie auf den ersten Blick leicht übersieht. Im Gesamthabitus gleichen aber alle Pflanzen *V. fruticulosa*; das sei ausdrücklich hervorgehoben.

Die Unterschiede sollen kurz angegeben werden:

Blüte: Die Farbtonung der Adern sowie die Ausbildung des Schlundringes kann bei den einzelnen Individuen verschieden stark sein. Das oberste Kronblatt zeigt nicht selten eine Einkerbung, die bis zur Spaltung des Blütenblattes gehen kann, die Blüte ist damit 5-zählig geworden. Unter den 92 Pflanzen besaßen drei eine 5-zählige Blumenkrone.

Kelch: Die Vermehrung der Kelchblätter ist sehr viel häufiger. In 18,4% trat ein schmaler fünfter Kelchzipfel auf. Die Kelchblätter sind im allgemeinen von lanzettlicher Form, aber bei den einzelnen Vertretern von Nr. 3037 verschieden breit²).

Behaarung: Blütenstiele, Kelchblätter und Kapseln sind mit Drüsenhaaren besetzt. Der Stengel ist mit hakig gekrümmten, kurzen, anliegenden Haaren versehen. Die Dichte der Behaarung ist nicht immer gleichmäßig. Manche Blütenstiele weisen nur vereinzelt Drüsen auf, während gleichzeitig an derselben Pflanze die anderen Blütenstiele reichlich Drüsen tragen.

Blätter: Die Blattgestalt ist nicht einheitlich. Die Blätter sind ungestielt und haben schmal- bis breitelliptische Form. Die obersten sind fast stets ganzrandig, die übrigen sind verschieden stark gezähnt. Auch gekerbte Blattränder kommen vor. Nicht selten sind die Blätter kahnförmig zusammengefaltet und leicht nach abwärts gebogen. Die Farbe der Blätter ist entweder ein helles oder ein sattes dunkles Grün.

Wuchshöhe: Die Höhe der Pflanzen schwankt zwischen 8 cm und 21 cm. Sie betrug im Durchschnitt 13,8 cm, gemessen im ersten Jahr der Blüte, also im zweiten Wuchsjahr.

Blütenstand: Die Zahl der Blüten einer Traube ist im ersten Jahr der Blüte noch klein, wenig mehr als wir bei *V. fruticans* kennengelernt haben. Sie betrug 5,0 im Mittel. Die kleinste Zahl war 1, die höchste 14. In den folgenden Jahren war die Durchschnittszahl größer. Genaue Zahlen habe ich hier nicht mehr festgestellt.

Verzweigung: Der Haupttrieb und die Seitentriebe können fast senkrecht aufsteigen. Bisweilen ist aber auch der Haupttrieb bis zur Hälfte seiner Länge niederliegend, um dann erst senkrecht aufzusteigen, oder er biegt sich zunächst aufwärts, dann wieder nach unten, und wächst schließlich in die Höhe.

Dieser Wuchs ist nur im ersten Jahr deutlich zu erkennen. Im zweiten und den folgenden Jahren wird das Bild durch das Austreiben von meist zahlreichen Adventivknospen verwischt. Diese sprossen oft in solcher Menge aus, daß die Pflanzen wie kleine kuglige Büsche aussehen.

Von den Pflanzen 35 und 45/3037 erzog ich Nachkommen durch Selbstbestäubung. Sie ergaben die Nr. 3245 und 3246. Sämtliche Individuen einer Nummer waren unter sich gleich und sahen wie der entsprechende Elter aus.

1) Wir können hier von der komplizierten Faktorengabung (Chromogen und Oxydase) absehen.

2) Die Vermehrung der Kronblätter oder der Kelchblätter um eines wurde auch sonst sehr häufig als Folge der Selbstbestäubung und Kreuzung beobachtet. In den meisten Fällen ist das oberste Kronblatt gespalten, es kann aber auch eins der seitlichen oder das unterste verdoppelt sein.

V. fruticulosa 2653 E verhielt sich bei Selbstbestäubung genau wie 2653 F. Es trat ebenfalls eine Aufspaltung nach der Blütenfarbe im Verhältnis 1:2:1 ein.

Die Nachkommen von *V. fruticulosa* Nr. 63 glichen dem Elter auch in der Blütenfarbe völlig.

V. fruticulosa vom Grünten bei Oberstdorf wurde zur genauen Prüfung in großem Maßstab herangezogen. Von 14 selbstbestäubten Pflanzen habe ich mehr als 800 Nachkommen erhalten. Die Elternpflanzen blühten hellrot, sämtliche Kinder zeigten dieselbe Farbe. Es kam vor, daß die eine oder andere Pflanze einen etwas helleren oder dunkleren Ton in der Blüte aufwies, was sicher durch irgendwelche Außeneinflüsse bedingt war. Ich habe diese geringen Farbunterschiede manchmal an ein und derselben Pflanze beobachtet. Die durchschnittliche Blütenzahl betrug 12,6. Die übrigen Merkmale, wie Wuchsform, Blatt- und Kapselgestalt sowie die Behaarung waren einheitlich.

V. fruticulosa aus dem Botanischen Garten Straßburg zeichnet sich vor den anderen Formen durch ihren üppigen Wuchs aus. Während die anderen Exemplare von *V. fruticulosa* wenig über 20 cm hoch werden, ist bei der Straßburger Form eine Höhe von 35 cm keine Seltenheit. Die Farbe des Laubes ist ein helles Grün. Die Blütenzahl beträgt im Mittel 13,5.

Die nähere Prüfung der Ausgangsformen von *V. fruticulosa* L. und *V. fruticans* Jacq. hat gezeigt, daß die charakteristischen Artmerkmale nur in geringen Grenzen variieren, die Blattgestalt dagegen eine nicht unerhebliche Variationsbreite aufweist. Während die von Beck aufgestellte *V. fruticans* f. *dentifera* und die von Vierhapper unterschiedene f. *lata* und f. *angusta* noch innerhalb der Variationsbreite von *V. fruticans* liegen dürften, ist dies bei *V. fruticans* f. *glandulifera* Vogt ebensowenig wie bei den im Herbar gefundenen Zwischenformen der Fall. Bei der von Briquet entdeckten *V. fruticulosa* var. *procurrens* ist es fraglich: Wie wir gesehen haben, treten in der Nachkommenschaft von selbstbestäubter *V. fruticulosa* Formen auf, bei denen der Stengel oft bis zur Hälfte oder mehr niederliegend ist (vgl. Nr. 3037).

Ich möchte nun noch eine Beschreibung der beiden Arten geben mit den kleinen Ergänzungen, die sich bei meinen Untersuchungen herausgestellt haben:

V. fruticulosa L. ♀; Blüte hellrot mit dunkleren Adern (nicht selten fast weiß, rosa oder auch rot, Adern tief rotviolett gefärbt) 10–30 cm hoch; Stengel am Grunde holzig, steif aufrecht oder erst niederliegend und dann aufrecht. Zweige gleichfalls sofort senkrecht aufsteigend oder erst 1–2 cm kriechend und dann aufsteigend. Stengel mit hakig gebogenen, kurzen anliegenden Haaren besetzt. Blätter kurzgestielt oder sitzend, länglich, oval oder elliptisch; ganzrandig, gekerbt oder mit 1–10 scharfen Zähnen am Rande, nach der Spitze verschmälert, abgestumpft. Kelchblätter lanzettlich. Blüten in einer 5–23 blütigen

Traube, im Mittel meist 8—13 Blüten pro Traube. Traube im Gegensatz zu *V. fruticans* Jacq. dichtblütig. Blütenstiele kürzer als die Brakteen, Fruchtsiele so lang oder wenig länger als die Tragblätter. Kelchblätter, Kapseln und Blütenstiele drüsig behaart. Kapsel breit, elliptisch, etwas länger als die Kelchblätter. Blütezeit Juli—August. Vgl. Taf. 1, Fig. 1; Fig. 1, 2, 3.



Fig. 1. Stengel und Zweige von *V. fruticulosa* L. (links), *V. fruticans* Jacq. (rechts). (Der Haupttrieb bei *V. fruticulosa* ist abgestorben. Einige Zweige sind zur besseren Übersicht bei *V. fruticulosa* und bei *V. fruticans* weggeschnitten.)

V. fruticans Jacq. 2; Blüte blau mit violett-rottem Schlundring. 5—15 cm hoch. Stengel meist bogig kriechend, dann aufsteigend. Zweige erst 1—3 cm kriechend, dann mehr oder weniger senkrecht aufsteigend. Stengel mit hakig gebogenen, kurzen, anliegenden Haaren besetzt. Blätter kurzgestielt oder sitzend, länglich oder elliptisch, verschieden breit, ganzrandig oder gekerbt. Kelchblätter lanzettlich. Blüten in einer 1—10blütigen lockeren Traube. Mittlere Blütenzahl 4—6. Blütenstiele länger als die Tragblätter, Fruchtsiele $1\frac{1}{2}$ —2 ($2\frac{1}{2}$) mal so lang als die Frucht. Kelchblätter, Kapseln und Blütenstiele wie der Stengel behaart, ohne Drüsen. Kapseln eiförmig spitz, wenig länger als die Kelchblätter. Blütezeit Mai—Juni. Vgl. Taf. I, Fig. 2; Fig. 1, 2, 4.

Die angegebenen Blütezeiten beziehen sich auf das Auftreten der Blüten in meinen Kulturen. Ich möchte den Daten keinen



Fig. 2. Blüten- bzw. Fruchtstand von *V. fruticans* Jacq. (links) und *V. fruticulosa* L. (rechts).

besonderen Wert beimessen, da am natürlichen Standort ganz andere klimatische Bedingungen herrschen. Das eine trat aber immer ganz deutlich hervor: *V. fruticans* Jacq. war bereits am Verblühen, wenn *V. fruticulosa* L. die Blüten entfaltete.

III. Kreuzungen zwischen *V. fruticans* Jacq. und *V. fruticulosa* L.

a) Die F_1 -Generation.

Nachdem die Selbstbestäubung der Versuchspflanzen ergeben hatte, daß nur ein Teil der Variationen und Formen von *V. fruticans* und *V. fruticulosa* innerhalb der Variationsbreite der betreffenden Art liegt, wurde die Frage in Angriff genommen, ob die übrigen Zwischenformen auf Kreuzungs- und Aufspaltungsprodukte zurückzuführen sind.

Zu Kreuzungen wurde in erster Linie *V. fruticans* aus dem Dachsteingebirge mit den davon gezogenen Stecklingen und die *V. fruticulosa* des Botanischen Gartens Tübingen (Nr. 3037 = Nachkommen von 2653 F) verwendet. Außerdem wurde auch *V. fruticulosa* Straßburg in eine Kreuzung einbezogen. Mit den anderen *fruticans*- und *fruticulosa*-Formen habe ich zwar Kreuzungen angestellt; da sie in ihren Ergebnissen von den zuerst genannten Kombinationen nicht abweichen, lohnt sich ihre Aufzählung hier nicht.

Das Ergebnis der F_1 der Kreuzungen zwischen *V. fruticans* (blaue Blüten und ohne Drüsen) und *V. fruticulosa* (hellrote Blüten und mit Drüsen) ist durchweg dasselbe:

Die Blütenfarbe ist blau mit einem violetten Ton (Taf. I, Fig. 6a). Sie ist auf den ersten Blick nicht von der Blüte einer *V. fruticans* zu unterscheiden. Bei der Durchmusterung vieler Blüten fällt aber auf, daß der Farbton mehr ins Violette hinübergeht. Eine andere Besonderheit, die ich bei reiner *V. fruticans* nie beobachtet habe, ist das Auftreten von violett-roten Flecken an den Rändern der Blütenblätter. An diesen Flecken war die Bastardnatur der Pflanzen sofort zu erkennen. Das Umgekehrte dagegen gilt nicht: Nicht alle F_1 -Pflanzen zeigen diese violettroten Flecken. Der dunkel rotviolette Schlundring, wie er für *V. fruticans* typisch ist, war auch bei den Bastarden vorhanden und deutlich zu erkennen.

Wir schließen daraus, daß die *fruticans*-Blütenfarbe über die *fruticulosa*-Blütenfarbe dominiert.

Die Behaarung der F_1 -Generation ist wie bei den Eltern. Der Stengel ist mit hakig gebogenen, kurzen, anliegenden Haaren besetzt. Das Merkmal der Drüsigkeit, das sich an den Blütenstielen, den Kelch-

blättern und den Kapseln auswirkt, scheint mehr oder weniger intermediär übertragen zu werden. Die F_1 -Individuen sind nie ganz drüsenlos, sondern besitzen stets vereinzelt Drüsen an Kelchblättern und Blütenstielen. Die Drüsigkeit der Kapseln ist allerdings geringer. Die drüsige Behaarung ist nie so stark wie bei *V. fruticulosa*, steht auch nicht in der Mitte zwischen den beiden Eltern, sondern nähert sich mehr *V. fruticans*.

In den einzelnen Kreuzungen treten dabei Unterschiede auf. Am häufigsten ist der Fall, daß die Drüsen an den einzelnen Blütenstielen und Kelchblättern null-vereinzelt auftreten.

Schwach drüsige Behaarung trat in den Kombinationen 8/320 II (*fruticans*) \times 45/3037 (*fruticulosa*), 80/3037 (*fruticulosa*) \times 1/310 I (*fruticans*), 7/310 I (*fruticans*) \times 45/3037 (*fruticulosa*) auf. Da die drüsige Behaarung nicht nur dann auftritt, wenn die drüsentragende *V. fruticulosa* (80/3037) als Mutter verwendet wird, sondern auch dann, wenn die drüsenlosen *V. fruticans*-Pflanzen (8/320 II und 7/310 I) den weiblichen Elter darstellen, ist die Möglichkeit eines Einflusses des mütterlichen Plasmas nicht wahrscheinlich.

Stark drüsig behaart war die F_1 der Kreuzung 6/320 I \times 5/320 II. *V. fruticulosa* 6/320 I stammt aus Straßburg; *V. fruticans* 5/320 II ist ein Steckling einer Dachsteinpflanze.

Von einer Dominanz der Drüsigkeit kann nach diesen Feststellungen ebensowenig gesprochen werden wie von einer Dominanz der Drüsenlosigkeit. Es sind zahlreiche Übergänge von drüsenlosen zu drüsentragenden Pflanzen vorhanden. Die phänotypische Ausprägung des Merkmals hängt wahrscheinlich noch von anderen Faktoren ab.

Die Blätter der Bastarde neigen mehr zu *V. fruticulosa*, besonders was Größe und Blattrandgestaltung anbetrifft. Die *fruticans*-Blattform kommt jedoch auch zum Ausdruck; sie macht sich in der breiten elliptischen Form bemerkbar.

Der Blütenstand steht zwischen dem von *V. fruticulosa* und *V. fruticans*. Die Traube ist locker, allerdings nicht so locker wie bei *V. fruticans* und andererseits nicht so gedrängt wie bei *V. fruticulosa*. Die Blütenstiele sind so lang oder auch länger als die Tragblätter. Die Zahl der Blüten einer Traube beträgt im Mittel 6,7—10,0.

Die Wuchsform erinnert stark an die von *V. fruticulosa*. Der Stengel ist zunächst niederliegend, steigt dann aber senkrecht auf (Taf. I, Fig. 3). Daneben kommen aber auch *fruticans*-ähnliche Typen vor. Der Stengel verläuft hier ähnlich bogig wie bei *V. fruticans*, um dann in die Höhe zu wachsen. Man sieht aber deutlich, daß es kein reiner *V.*-

fruticans-Wuchs ist. Die Stengel der F_1 -Pflanzen erreichen die Höhe von *V. fruticulosa*. Die Zweige sind zart und mehr *V. fruticans* ähnlich, nicht so kräftig wie bei *V. fruticulosa*.

Die Kapselform der Bastarde zeigt Fig. 5. Sie stellt eine eigenartige Mittelform dar. Die Kapsel von *V. fruticulosa* (Fig. 3) ist breit-



Fig. 3. Kapseln von *V. fruticulosa* L. 1. u. 2. Reihe *V. fruticulosa* L. aus dem hinteren Bregenzer Wald; 3. Reihe: 45/3037, vgl. S. 156; 4. Reihe: 93/3037, vgl. S. 156.

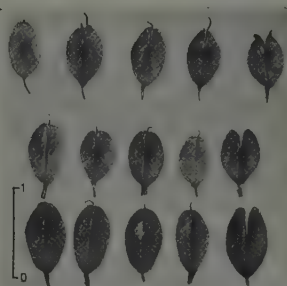


Fig. 4. Kapseln von *V. fruticans* Jacq. 1.—3. Reihe: *V. fruticans* Jacq. aus dem Rhaetikon.

elliptisch. Würde man die Kapseln in der Mitte quer durchschneiden, so würden sich die Hälften ungefähr zur Deckung bringen lassen. Dasselbe gilt für die zugespitzte Kapsel von *V. fruticans* (Fig. 4). Auch hier ist die obere und untere Hälfte der Kapsel ungefähr gleichmäßig zugespitzt. Dieses Verhältnis ist bei der Kapselgestalt der Bastarde (Fig. 5) ein anderes. Der untere Teil der Kapsel ist breit wie bei *V. fruticulosa*, während der obere Teil zugespitzt ist wie bei *V. fruticans*.



Fig. 5. Kapseln der F_1 -Pflanzen, oben spitz zulaufend, unten breit.

Damit hätten wir die F_1 zwischen *V. fruticans* und *V. fruticulosa*, wie sie im Experiment auftritt, einer Betrachtung unterzogen. Wir haben gesehen, daß von den genannten Merkmalen außer der Blütenfarbe (wenn wir von den violetten-rotten Flecken auf den Blütenblättern absehen) kein anderes dominiert.

b) Die F_2 -Generation.

Anschließend soll die Besprechung der als *V. fruticans* bezeichneten Pflanzen des Botanischen Gartens Tübingen folgen. Es waren die Nr. 2654, 2650 und 43. Wie die Ausführungen zeigen werden, handelt

es sich hierbei nicht um reine *V. fruticans*, sondern bereits um Bastarde. Die aus der Selbstbestäubung dieser Form entstandene Nachkommenschaft entspricht der F_2 der Kombination *V. fruticans* \times *V. fruticulosa*.

Nr. 2654. Die Farbe der Blüte von 2654 war *V. fruticans* gleich, dunkelblau, mit einem rotvioletten Schlundring. Blütenstiele, Kelchblätter und Kapseln waren wie der Stengel mit hakig gebogenen, kurzen, anliegenden Haaren besetzt. Bei Betrachtung der Wuchsform kamen mir Bedenken, ob es sich bei 2654 tatsächlich um eine reine *V. fruticans* handeln kann. Die Triebe wuchsen nämlich fast alle senkrecht in die Höhe und erreichten meist eine Länge von über 20 cm. Zudem waren die Blätter für die mir bis dahin bekannt gewordenen *fruticans*-Formen zu schmal, sie unterschieden sich von *V. fruticulosa*-Blättern fast gar nicht. Der Blütenstand war für eine *V. fruticans* zu dicht. Die Kapseln zeigten sowohl von *V. fruticans* als auch von *V. fruticulosa* Merkmale. Bei der Beschreibung von 2654 hatte ich Bastarde zwischen *V. fruticans* und *V. fruticulosa* noch nicht experimentell hergestellt. Inzwischen ist mir 2654 leider eingegangen. Vergleicht man aber die Diagnose von 2654 mit den für die Bastarde aufgezählten Merkmalen, so ist kein Zweifel darüber, daß es sich bei 2654 um ein Kreuzungs- bzw. Aufspaltungsprodukt der Verbindung *V. fruticans* \times *V. fruticulosa* handelt.

Die Nachkommen der selbstbestäubten 2654 bestätigten auch diese Annahme. Am auffallendsten waren die Unterschiede in der Blütenfarbe. Von dunkelblauer *fruticans*-Blüte ging die Abstufung über hellblau zu blaßrosa. Die blaßrosa Farbe erinnerte an die *fruticulosa*-Blüte. Blütenstiele, Kelchblätter und Kapseln trugen keine Drüsenhaare.

Eine zahlenmäßige Erfassung war leider nicht möglich, da mir nur wenige Pflanzen zur Verfügung standen.

Besonders eingehend habe ich **Nr. 2650** untersucht, da sie ganz ähnlich wie 2654 aussieht. Wuchsform, Blütenstand und Kapselgestalt unterscheiden sich nicht von 2654. Bezüglich der Drüsenbehaarung weicht 2650 von 2654 ab. Blütenstiele, Kelchblätter und Kapseln sind nicht völlig frei von Drüsenhaaren. Man findet an den Kelchblättern stets eine oder auch mehrere Drüsen. Blütenstiele und besonders die Kapseln zeigen ganz selten Drüsen. Die durchschnittliche Blütenzahl einer Traube beträgt 11,0. Sie ist für eine *V. fruticans* zu hoch.

Die Nachkommenschaft (3028) der selbstbestäubten 2650 ergab eine große Mannigfaltigkeit der Aufspaltung. Meine Aufmerksamkeit richtete sich vor allem auf die Blütenfarbe und auf die Behaarung.

Die Blütenfarbe: Die Aufteilung der einzelnen Individuen nach ihrer Blütenfarbe war eine schwierige Aufgabe. Von dunkelblauer,

typischer *fruticans*-Blüte fand man mancherlei Übergänge bis zu annähernd weißer Färbung.

Bei der Auszählung habe ich fünf Farbgruppen aufgestellt, auf die sich die Nachkommen von 2650 wie folgt verteilen: Dunkelblau 26, hellblau 16, schmutzig rotviolett (blaurot) 7, rotviolett 11, fast weiß-rosa 5.

Zum Verständnis dieser Farbtypen muß ich noch einige Erläuterungen geben. Fig. 6 auf Taf. I zeigt einige dieser Blüten in farbiger Wiedergabe. Die Farbe war bei vielen Blüten weder ein reines Blau noch ein reines Rot. Ich habe sie als schmutzig rotviolett (blaurot) bezeichnet. Die Blüte ist auch nicht immer gleichmäßig durchfärbt. Auf den einzelnen Blütenblättern können heller oder dunkler getönte Flecken auftreten (vgl. S. 160), vorwiegend an den Rändern der Kronblätter. In manchen Fällen sind die Flecken lila-blau, während die übrige Blüte rot erscheint, oder die Flecken sind mehr rot und die Blüte bläulich. Es sind im großen und ganzen Farbtöne, wie wir sie vom Lungenkraut, *Pulmonaria officinalis*, her kennen. Die Ursache ist hier wie dort wohl dieselbe und in der verschiedenen Azidität des Zellsaftes zu suchen. Bei unserem Objekt überwiegt der Faktor für alkalischen Zellsaft, denn die blaublütigen Individuen sind ja weitaus in der Überzahl. Das Auftreten der schmutzig rotviolett (blaurot) Blüten spricht allerdings dafür, daß es sich um keine völlige Dominanz handelt. Bei den fast weiß blühenden Individuen sind nur die Adern der Blütenblätter rot gefärbt, in schwächerem Maße auch noch die Zellen längs der Nerven. Die Rotfärbung der Adern kann wieder recht verschieden stark sein.

Wir wollen nun die im Versuch erhaltenen Zahlen einer näheren Prüfung unterziehen.

Bei der Besprechung der Nachkommenschaft von *V. fruticulosa* Nr. 2653 F fanden wir eine Aufspaltung der Blütenfarbe nach Hell- und Dunkelrot im Verhältnis 1:2:1. Ich gab der Pflanze die genetische Konstitution Ff.

Pflanze 2650 muß ebenfalls diese Konstitution besitzen, da sonst nicht die Aufspaltung in dunkel und hell erfolgen könnte. Hinzu kommt als weiteres Allelenpaar Aa. A ist ein Gen für alkalischen Zellsaft, der rot in blau verwandelt, a bedingt sauren Zellsaft und damit rote Färbung. Wir erhalten dann für 2650 die Konstitution FfAa. Die Pflanze blüht blau, da A über a dominiert. Die Keimzellen FA, Fa, fA, fa treten zu folgenden Kombinationen zusammen: FFAA blau, 2 FFAa blau, 2 FFAA blau, 4 FFAa blau, FFaa rot, 2 Ffaa rot, ffAA hellblau, 2 ffAa hellblau, ffaa fast weiß-rosa.

Sämtliche Individuen, die F und A enthalten, blühen blau. aa-Pflanzen haben eine rote Blütenfarbe. ff-Individuen, die A besitzen, müssen blau blühen, und zwar hellblau, da sie den Faktor f (hellrot) in doppelter Dosis aufweisen. Die ffaa-Pflanzen stellen die fast weiß-rosa blühenden Formen dar. Die schmutzig rotvioletten Blüher würden die Konstitution FfAa haben. Es ist gut möglich, daß durch irgendwelche äußere Einflüsse A und a in einer Art Gleichgewicht stehen, wodurch die Farbe weder blau noch rot erscheint.

Die Farbstoffproduktion, die durch den Faktor f bewirkt wird, scheint bisweilen sehr gering zu sein. So fanden sich unter den hellblau blühenden Individuen häufig solche, die hellere, schmutzig weiße Flecken auf den Kronblättern besaßen. Bei einzelnen Pflanzen war die Blütenfarbe in den verschiedenen Jahren auch nicht einheitlich. Manche blühten 1934 hellblau und 1935 schmutzig weiß. 1935 beobachtete ich mehrere Pflanzen, die an ein und derselben Traube hellblaue und vereinzelt weiße Blüten trugen.

Betrachten wir jetzt die Zahlen, die wir im Versuch erhalten haben. Die dunkelblauen und schmutzig rotvioletten Blüher fassen wir in eine Gruppe zusammen. Es bleiben dann noch die hellblau, die rotviolett und die fast weiß bis rosa blühenden Pflanzen. Sie treten in nachstehenden Mengen auf: 33 : 16 : 11 : 5. Das theoretisch erforderliche Zahlenverhältnis ist nach S. 164 bei 65 Individuen 36,54 : 12,18 : 12,18 : 4,06. Im Versuch sind demnach zu wenig dunkelblau und zu viel hellblau blühende Pflanzen vorhanden. Es mag sein, daß bei der Einordnung eine blaublütige Form in die Gruppe der hellblau blühenden gestellt wurde und umgekehrt (vgl. S. 167).

Die Behaarung: In der Behaarung der Stengel ist bei den Nachkommen (3028) kein Unterschied gegenüber der Elternpflanze 2650 festzustellen. Blütenstiele, Kelchblätter und Kapseln waren dagegen bei einem Teil der Kinder mit Drüsen besetzt. „Drüsige“ und „drüsenlos“ sind allem Anschein nach Allelomorphe, denn man bekommt eine Aufspaltung, deren Zahlen sich ohne weiteres in das monohybride Mendelschema einfügen lassen. Eine völlige Dominanz der Drüsenlosigkeit liegt auch hier nicht vor, da ja die Elternform 2650 vereinzelt Drüsen aufweist. Wir haben diese Feststellung bereits bei Besprechung der experimentell hergestellten Bastarde zwischen *V. fruticans* × *V. fruticulosa* hervorgehoben (vgl. S. 160). Bezeichnen wir drüsenlos mit D und drüsentragend mit d, so hatte 2650 die Konstitution Dd. Bei Selbstbestäubung ist eine Aufspaltung nach 1 DD, 2 Dd und 1 dd zu erwarten. Beim Auszählen von 3028 teilte ich die Individuen bezüglich der Drüsigkeit in drei Gruppen

ein. Ich zählte 41 drüsenlose, 9 schwach drüsige und 16 stark drüsentragende Pflanzen. Da drüsenlos nicht völlig dominant über drüsentragend ist, werden wir kein genaues Verhältnis 3:1 erwarten dürfen. Rechne ich aber die schwach drüsigen zu den drüsenlosen, so erhalte ich fast genau das Verhältnis 3:1, nämlich 50:16. Theoretisch müssen bei 66 Pflanzen 49,5 drüsenlose und 16,5 drüsentragende auftreten.

Die Wuchsform: Die Elternpflanze 2650 hat mehr oder weniger senkrecht aufsteigende Triebe. Die Nachkommen zeigen eine große Reichhaltigkeit in der Wuchsform.

Die Blätter können sehr verschieden sein: Formen mit schmälern Blättern wechseln mit solchen, die breitere Blätter besitzen, ab. Die Blätter sind ganzrandig, gekerbt oder gezähnt.



Fig. 6. Kapseln von Nachkommen einer spontanen Bastardpflanze. Bastardkapseln, sowie *fruticans*- und *fruticulosa*-ähnliche Kapseln.

Die Blütenstände: Die Form der Blütenstände erfährt ebenfalls eine Aufspaltung. Neben *fruticans*-gleichen Blütenständen treten mehr oder weniger intermediäre und *fruticulosa*-gleiche auf. Die durchschnittliche Zahl der Blüten pro Traube schwankt sehr. Ich gebe nachstehend einige Zahlen, die deutlich den Übergang von *V. fruticans* zu *V. fruticulosa* widerspiegeln: 2,25, 3,4, 4,3, 5,6, 5,9, 6,1, 7,3, 7,4, 7,5, 8,2, 8,8, 10,4

und 12. Am Anfang der Reihe stehen Zahlen, die für *V. fruticans* charakteristisch sind; gegen Ende der Reihe treten typische *fruticulosa*-Zahlen auf.

Die Kapselform: Die Fig. 6 gibt die Kapselgestalt einiger Vertreter von 3028 wieder. Man sieht die typische „Bastardkapsel“, die wir schon bei der F_1 kennengelernt haben. Daneben sind aber auch Formen vorhanden, die mehr *V. fruticans* gleich sind, und andere, die sich *V. fruticulosa* nähern. Eine genaue zahlenmäßige Aufnahme der verschiedenen Kapselformen habe ich aus Zeitgründen nicht vornehmen können.

Es war nun von Interesse nachzuprüfen, wie sich einzelne der F_2 -Formen bei Selbstbestäubung weiterverhalten. Sie wurden nur auf Blütenfarbe und Drüsigkeit untersucht. Nachstehende Pflanzen habe ich selbst bestäubt:

Pflanze Nr.	Blütenfarbe	Drüsen	Nachkommenschaft Nr.
4/3028	hellblau	+	3247
5/3028	blau	+	3248
25/3028	blau	+	3249
33/3028	fleischrot	—	3250
42/3028	dunkelblau	—	3251
44/3028	rotviolett	±	3252
47/3028	fast weiß	—	3253
54/3028	fast weiß	+	3254
58/3028	rosa	—	3256
68/3028	schmutzig rot- violett	—	3257

+ = mit Drüsen; — = ohne Drüsen; ± = vereinzelt Drüsen.

Nr. 3247: Die Mutterpflanze 4/3028 blühte in den verschiedenen Jahren nicht immer gleich. 1932 war die Farbe ein helles Blau. 1933 war der Farbton mehr ins Blauviolette umgeschlagen, und 1934 war die Farbe ähnlich wie 1932, nur etwas dunkler. Wir haben hier eine Pflanze vor uns, welche nicht die Konstitution ffAA oder ffAa hat, sondern FfAa oder FfAA und trotzdem zu den „Hellblauen“ gestellt wurde. Ich habe schon S. 165 betont, daß wohl aus diesem Grunde die Klasse der hellblau blühenden Pflanzen in der Überzahl ist.

Bei Selbstbestäubung erhielt ich Pflanzen, die in der Blütenfarbe genau so vielfältig aufspalteten wie 2650. Es treten dunkelblau (*V. fruticans* gleich), blau, rotviolett, hellblau, hell-lila und wieder fast weiß bis rosa blühende Individuen auf. Die hellblau blühenden Pflanzen, häufig mit schmutzig weißen Flecken auf den Kronblättern, die hell-lila und die fast weiß bis rosa blühenden sind hier zusammengefaßt. Ich erhielt: 94 dunkelblau-blau; 26 rotviolett; 40 sehr hellblau, fast weiß bis rosa. Auch diese Zahlen entsprechen durchaus dem dihybriden Mendelschema; sie stehen im Verhältnis 9:3:(3 + 1). Bei 160 Pflanzen sind 90:30:40 zu erwarten. Pflanze 4/3028 hatte demnach dieselbe Konstitution wie ihr Elter 2650, nämlich FfAa. Bezüglich der Drüsigkeit war Pflanze 4/3028 homozygot, denn sämtliche Vertreter von 3247 tragen Drüsen.

Nr. 3248 ist aus Selbstbestäubung von 5/3028 hervorgegangen. Die Pflanze blühte 1932 und 1933 blau. Die Nachkommenschaft lieferte eine Aufspaltung in 91 blau und 36 hell-lila und fast weiß bis rosa. Diese Zahlen verhalten sich annähernd wie 3:1. Bei 127 Individuen sind 95,25 blau und 31,75 andersblütige zu erwarten.

Pflanze 5/3028 besaß also die genetische Konstitution FfAA. Die hell-lila und fast weiß bis rosa blühenden Formen hätten dann die Faktoren ffAA. Mit dieser Formel sind die hell-lila ohne weiteres in Einklang zu bringen. Es ist dagegen unklar, wie die Rosafärbung zustande kommt, da doch nur A (= Faktor für alkalischen Zellsaft) vorhanden ist. Nun habe ich bereits auf S. 165 betont, daß wir uns unter dem Faktor f ein Gen vorstellen müssen, das eine sehr geringe Farbstoffproduktion hervorruft, die sogar mitunter ganz unterbleiben kann, wie die weißen Flecken auf den blauen Blütenblättern oder das Vorkommen von hellblauen und weißen Blüten an einer Traube zeigen. In den weißen und den fast weiß bis rosa blühenden Individuen ist nun meiner Ansicht nach die Farbstoffproduktion so gering, daß sie äußerlich nicht mehr in Erscheinung tritt. Die Rosafärbung kann so zustande kommen, daß aus den die Leitbündel umgebenden Zellen, die immer rot gefärbt sind, in das umgebende Zellgewebe roter Farbstoff herausdiffundiert. Dadurch wäre der Rosaschimmer zu erklären, der sich häufig auf den Blütenblättern ausbreitet. Meist ist er nicht gleichmäßig verteilt, sondern auf bestimmte Bezirke beschränkt.

Eine andere Möglichkeit ist die, daß A und a Glieder einer multiplen Allelenreihe sind, deren jedes einzelne eine verschiedene Azidität des Zellsaftes bedingt. Phänotypisch würde sich die Wirkung der einzelnen Glieder in einer großen Zahl von Farbabstufungen des Anthozyans auswirken. Wie sehr die in Erscheinung tretende Farbe des Anthozyans von der Wasserstoffionenkonzentration abhängig ist und variieren kann, haben Buxton und Darbishire gezeigt. Gegen diese Auffassung spricht allerdings, daß an ein und derselben Traube verschiedenfarbige Blüten auftreten, oder einzelne Blüten andersfarbige Flecken besitzen.

Für das Merkmal der Drüsigkeit war auch 5/3028 homozygot. Alle Nachkommen besaßen Drüsen.

Nr. 3249 stammt von der blau blühenden und mit Drüsenhaaren versehenen 25/3028 ab. Die Blütenfarbe spaltet auf in 82 blau und 34 weiß bis rosa, d. h. annähernd 3:1. Sämtliche Nachkommen weisen Drüsen auf. Pflanze 25/3028 unterscheidet sich demnach in ihrer genetischen Konstitution nicht von Pflanze 5/3028.

Nr. 3250: Die Mutterpflanze 33/3028 hatte fleischrote Blüten. Die Blütenfarbe der Kinder schwankt nur in kleinen Grenzen, sie blühen rosa-rot. Drüsenhaare waren bei 33/3028 nicht vorhanden, die Nachkommen sind ebenfalls drüsenlos. Wir haben hier den Fall, daß Pflanzen mit typischen *V.-fruticulosa*-Blüten keinerlei Drüsenhaare besitzen.

Nr. 3251: Der Elter 42/3028 blühte dunkelblau und war drüsenfrei. Nr. 3251 ist einheitlich und gleicht in Blütenfarbe und Drüsenbehaarung völlig der Mutterpflanze.

Nr. 3252: Eingegangen.

Nr. 3253 stammt von 47/3028, die fast weiß blühte. Die Nachkommen hatten dieselbe Blütenfarbe; sie schwankt zwischen rosa und weiß. Bezüglich der Drüsigkeit war 47/3028 heterozygot. Ich erhielt eine Aufspaltung in drei Teile (53) drüsenlos und ein Teil (21) drüsig. Die Werte stimmen mit den theoretisch erforderlichen (55,5:18,5) gut überein.

Nr. 3254: Die Nachkommenschaft von 54/3028 gleicht dem Elter (fast weiße Blüte und Drüsen). Die Blütenfarbe schwankt zwischen rosa und fast weiß. Die Blütenblätter weisen dunklere Flecken auf. Die Adern sind kräftig rot gefärbt. Alle Pflanzen besitzen Drüsen.

Nr. 3256: Die Blütenfarbe der Mutterpflanze war rosa, die Kinder blühten gleichfalls rosa. Einzelne hatten eine etwas mehr hellere oder dunklere Tönung. Pflanze 58/3028 besaß keine Drüsen. Die Nachkommen ergaben eine monohybride Aufspaltung mit den Zahlen 35 ohne Drüsen : 11 mit Drüsen.

Nr. 3257: Der Samenansatz bei der selbstbestäubten 68/3028 war gering. Ich erhielt nur 20 Nachkommen. Die Blütenfarbe des Elters war schmutzig rotviolett. Die durch Selbstbestäubung erzielten Nachkommen zeigten rote und rosa Blüten mit kräftig rot gefärbten Adern. Außerdem war noch eine geringe Zahl weißblütiger mit fleischroten Flecken vorhanden.

Die schmutzig rotviolett blühenden Pflanzen habe ich bei der Aufteilung von 3028 zu den blaublütigen gestellt und die Konstitution FfAa angenommen. Wie die Aufspaltung aber ergab, war das in diesem Fall nicht richtig, denn sonst hätten auch noch blaublütige Individuen auftreten müssen. Pflanze 68/3028 gehört vielmehr zu den Ffaa-Formen. Dadurch wird das Verhältnis bei 3028 zugunsten von 9:3:3:1 verschoben.

Pflanze 68/3028 war drüsenlos. Trotz der geringen Individuenzahl läßt sich erkennen, daß eine Aufspaltung nach 3 drüsenlos : 1 drüsig erfolgt.

Kapselgestalt, Blütenstand, Wuchsform und Höhe habe ich bei den F_3 -Pflanzen nicht zahlenmäßig aufgenommen. Es fehlte dazu die Zeit. Soviel war aber zu erkennen, daß auch in diesen Merkmalen eine Aufspaltung erfolgte.

Nach der Besprechung von 2654 und 2650 bleibt noch **V. 43**, die im Botanischen Garten Tübingen ebenfalls als *V. fruticans*, und zwar *f. rosea* gezogen wurde. An *fruticans* erinnerte nur die Wuchsform und der Blütenstand. Die Kapselgestalt war bastardähnlich, wie aus Fig. 7 hervorgeht. Die Blüte war dunkelrotviolett, Blütenstiele und Kelchblätter sowie die Kapsel, diese allerdings in geringem Maße, waren mit Drüsen besetzt. Allem Anschein nach ist auch diese Form ein Bastard, der lediglich auf Grund seiner Wuchsform als *V. fruticans* bezeichnet wurde. Bei Selbstbestäubung setzte die Pflanze reichlich Samen an, welche die Nachkommenschaft 3011 lieferten.

Die Drüsenbehaarung war bei sämtlichen Nachkommen bis auf kleine Schwankungen in der Stärke gleich. Eine Aufspaltung erfolgte nach der Blütenfarbe, der Kapselgestalt und der Wuchsform. Es traten neben *fruticans*- auch *fruticulosa*-ähnliche Typen auf, bei denen Stengel und Zweige mehr oder weniger senkrecht in die Höhe wuchsen (Taf. I, Fig. 4, 5).

Bei der Blütenfarbe habe ich 30 dunkelrotviolette, 11 rotviolett-dunkelrotviolette und 8 rotviolette unterschieden. Es dürfte sich auch hier um eine monohybride Aufspaltung handeln. Wie aus den angegebenen Zahlen hervorgeht, sind die dunkler blühenden Individuen (30 + 11) in der Mehrzahl. Das theoretische Verhältnis ist 36,75 : 12,25. Das im Versuch erhaltene Ergebnis ist zugunsten der dunkler blühenden verschoben. Das ist erklärlich, denn unter den rotviolett-dunkelrot-violetten Blühern sind sicher solche, die in die Klasse der rotvioletten zu stellen sind.

Aus der Nachkommenschaft von *V. 43* wurde eine rotviolett blühende Pflanze herausgegriffen und wieder selbstbestäubt. Die Kinder waren völlig einheitlich in Blütenfarbe und Drüsenbehaarung, nur in der Wuchsform unterscheiden sie sich voneinander.

Mit *V. 43* wurden auch Kreuzungen gemacht. Der andere Kreuzungspartner war jeweils reine *V. fruticulosa* L., und zwar die Nr. 2653 E und 2653 F. Die letztgenannte Nummer haben wir bereits (S. 156) besprochen, *V. 2653 E* verhält sich genau so. Bei beiden Nummern erfolgt eine Aufspaltung nach der Blütenfarbe, die sich in das monohybride Mendelschema einordnen läßt.

Die Kreuzungen zwischen *V. 43* und *V. 2653* waren gleichzeitig eine weitere Prüfung dafür, ob die Annahmen über die Konstition der Elternpflanzen richtig sind.



Fig. 7. Kapseln der spontanen Bastardpflanze *V. 43*.

Die Kreuzungen wurden 1930 ausgeführt und erhielten die Nr. 3024 = 2650×2653 F, Nr. 3025 = 2653 F \times 2650 , Nr. 3026 = 2653 E \times 2650 . Bezüglich der Drüsigkeit müßte eine Aufspaltung nach 1:1 erfolgen, falls drüsenlos dominant über drüsig ist; denn wir haben es ja hier mit einem homozygoten (2653 E und 2653 F) und einem heterozygoten Elter (2650) zu tun. Die vorhergehenden Versuche haben aber schon gezeigt, daß es sich um keine völlig Dominanz handelt. Infolgedessen treten in den vorliegenden Kreuzungen zu viel drüsentragende Pflanzen auf.

Das Verhältnis von 1 Teil drüsig : 1 Teil drüsenlos erscheint auch nur in der Kreuzung 3026 einigermaßen deutlich. Ich erhielt 22 Pflanzen mit Drüsen und 17 Pflanzen ohne Drüsen. Bei der Untersuchung in den einzelnen Jahren stellte sich aber heraus, daß einzelne Pflanzen in der Stärke der Drüsenbehaarung wechselten. So wurden 1932 Individuen beobachtet, die keine Drüsen besaßen; 1934 dagegen wiesen Blütenstiele und Kelchblätter Drüsen auf. Auch umgekehrte Fälle wurden festgestellt.

Bei 3024 und 3025 ist das Verhältnis sehr zugunsten der drüsentragenden verschoben. Bei 3024 erhielt ich 27:6, bei 3025 8:2. Man kann auch hier deutliche Unterschiede in der Stärke der Drüsigkeit bemerken. Stellt man die schwach drüsigen Formen heraus und rechnet sie zu den drüsenlosen Pflanzen, so nähert sich das Verhältnis stark 1:1.

Die Aufspaltung in der Blütenfarbe läßt sich ebenfalls mit den gemachten Annahmen erklären. Der Pflanze 2650 haben wir die Konstitution $FfAa$ gegeben. Pflanze 2653 F erhielt die Faktoren $Ffaa$. Dieselbe Zusammensetzung muß 2653 E haben, denn wie Selbstbestäubungen ergaben, treten genau dieselben Verhältnisse auf wie bei 2653 F (vgl. S. 158).

Im Schema sieht die Kreuzung folgendermaßen aus: 2650×2653 , $FfAa \times Ffaa$. Die Gameten sind bei der Mutter FA , Fa , fA , fa ; beim Vater Fa und fa . Sie treten zu den Kombinationen $FFAa$ blau, $FFaa$ rot, 2 $FfAa$ blau, 2 $Ffaa$ rot, $ffAa$ sehr hellblau und $ffaa$ sehr hellrot, fast weiß zusammen. Man bekommt also die Zahlen 3 blau : 3 rot : 2 fast weiß, wenn man die sehr hellblauen und die sehr hellroten Individuen in eine Gruppe zusammenfaßt. Im Versuch erhielt ich (Nr. 3024, 3025 und 3026 zusammen): blau 25, rot 33, fast weiß 16. Trifft das obige Schema zu, so sind bei 74 Individuen folgende Zahlen zu erwarten: blau 27,75, rot 27,75, fast weiß 18,5. Die im Experiment erhaltenen Zahlen sprechen also dafür, daß die Formeln, die wir 2650 und 2653 gegeben haben, richtig sind.

IV. Die zytologische Untersuchung.

1927 stellte Huber für *V. fruticans* Jacq. in Diakinesekernen die Chromosomenzahl $n = 8$ fest. Bei der nahen Verwandtschaft von *V. fruticans* Jacq. und *V. fruticulosa* L. war zu erwarten, daß auch *V. fruticulosa* L. diese Zahl besitzt. Die Vermutung hat sich bestätigt. Fig. 8, *a* und *b* zeigen Metaphasen der 1. und 2. Teilung der P. M. Z. von Pflanzen der Nr. 3037, die typische *V. fruticulosa* L. darstellen. Fig. 8 *c* stammt von Pflanze 18/3028, die aus Selbstbestäubung der Bastardpflanze 2650

hervorgegangen ist. Fig. 8 *d* stellt eine Metaphase der 1. Teilung von 46/3011 dar. Nr. 3011 ist aus Samen der selbstbestäubten *V.* 43 hervorgegangen (vgl. S. 169), die dunkelrotviolett blühte und Drüsen besaß.

Die Chromosomen sind verhältnismäßig groß. Schwierigkeiten in der Fixierung ergaben sich im Gegensatz zu Huber nicht. Die Reifeteilungen verliefen bei den Elternformen und den Bastarden völlig normal. Aus diesem Grunde wurde die zytologische Untersuchung nach Feststellung der Chromosomenzahl nicht weiter fortgesetzt.

V. fruticans Jacq. und *V. fruticulosa* L. gehören in die Sektion *Veronicastrum*. Für zwei andere Vertreter dieser Sektion, *V. Gouani* und *V. gentianoides*, gibt Huber die Haploidzahlen 16 und 24 an. Die Verwandtschaftsgruppe *Fruticulosa* hat also mit 8 die niedrigste Chromosomenzahl der Sektion; diese ist wohl die Grundzahl der polyploiden Reihe.

Schluß.

Damit möchte ich den experimentellen Teil der Arbeit abschließen. Es wurde gezeigt, daß *V. fruticans* Jacq. und *V. fruticulosa* L. sich kreuzen lassen. Von künstlich hergestellten Bastarden hat die F_2 noch nicht geblüht. Die F_1 -Pflanzen und die spontan aufgefundenen Zwischenformen, die wohl Bastarde darstellen, sind gut fertil und bringen lebensfähige Nachkommenschaft hervor. Die untersuchten Artmerkmale beruhen danach auf mendelnden Grundunterschieden. Es ist daher möglich, durch Kombination diese Merkmale zwischen den beiden Arten auszutauschen.

Am Ausgangspunkt unserer Untersuchungen stand die Frage, ob Bastardierungen für das Zustandekommen der Zwischenformen verantwortlich zu machen sind. Wir können jetzt auf Grund der Kreuzungsergebnisse diese Frage im bejahenden Sinne entscheiden. Für die Zwischenformen des Botanischen Gartens Tübingen konnte die Bastardnatur durch die nach Selbstbestäubung erfolgte Aufspaltung klar erwiesen

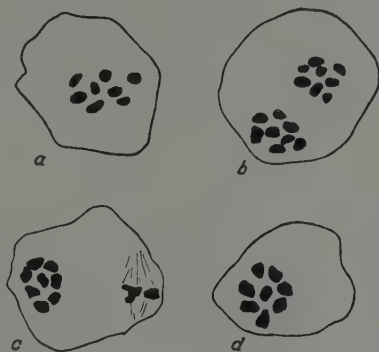


Fig. 8. Metaphasen der 1. und 2. Teilung der P.M.Z. von a *V. fruticulosa* L. (19/3037); b *V. fruticulosa* L. (37/3037); c Bastard (18/3028) und d Bastard (46/3011).

werden. Den endgültigen Beweis dafür, daß es sich auch bei den in der Literatur beschriebenen Zwischenformen um Bastarde handelt, kann ich zwar nicht geben, da mir keine dieser Formen zur Verfügung stand. In den Kreuzungsgenerationen treten aber Pflanzen auf, die mit diesen Zwischenformen aufs beste übereinstimmen:

Der *V. fruticulosa* var. *procurrens* Briquet entsprechen Formen, die in Blütenfarbe und Behaarung *V. fruticulosa* sind, aber einen kriechenden Stengel haben wie *V. fruticans*. Manche Bastardformen übertreffen sogar *V. fruticans* ganz beträchtlich, da der Stengel außerordentlich lang ist und fast in seiner ganzen Länge horizontal bleibt. Formen, die der von Vogt gefundenen *V. fruticans* f. *glandulifera* (Blütenstiele, Kelchblätter und zum Teil auch die Kapseln mit Drüsen besetzt) gleichen, treten im Experiment sogar sehr häufig auf. Dasselbe ist von weiß- und rotblühenden *V. fruticans* zu sagen. *V. fruticans* f. *dentifera* Beck und *V. fruticans* f. *lata* und f. *angusta* Vierhapper liegen noch innerhalb der Variationsbreite von *V. fruticans*, wie ich S. 158 gezeigt habe.

Zur Ergänzung der experimentellen Untersuchungen nahm ich die Durchsicht eines größeren Herbarmaterials (Berlin, Brünn, Moskau und Wien¹) vor, um festzustellen, ob an Standorten mit *V. fruticans* und *V. fruticulosa* Zwischenformen zu finden sind. Ihr Auftreten an solchen Stellen ist neben den Kreuzungsexperimenten eine weitere Bestätigung für die Annahme, daß sie Bastarde sind.

Gebiete gemeinsamen Vorkommens sind nur die Alpen und die Pyrenäen (vgl. die Karte Fig. 9). Da aber *V. fruticulosa* nicht gleichmäßig über die ganzen Alpen verbreitet ist, wie eine Zusammenstellung der Fundorte aus den Herbarien zeigt, wird man nur dort Bastarde antreffen, wo *V. fruticans* und *V. fruticulosa* auf kleinen Räumen nebeneinander wachsen. Das Studium des Herbarmaterials bestätigt dies.

Ich möchte hierfür einige Beispiele an Hand des Berliner Herbars aufzählen: Nr. 3424²) stellt eine Zwischenform dar. Der Habitus ist typisch *V. fruticans*, wogegen die Kelchblätter Drüsenhaare aufweisen. Standort: Savoyarder Alpen. Im Herbar findet man aus den Savoyarder Alpen auch noch reine *V. fruticans* und reine *V. fruticulosa*.

Nr. 3433. Die untere Pflanze (links) ist *V. fruticulosa*. Die anderen Exemplare sind in der Wuchsform wohl *V. fruticulosa*, besitzen aber keinerlei Drüsenhaare. Standort: ein Ort (?) bei Sitten im Wallis. Von einer Exkursion des Botanischen Instituts Tübingen ist mir bekannt, daß in dieser Gegend *V. fruticulosa* und *V. fruticans* vorkommen. Auf Zwischenformen habe ich damals nicht geachtet.

Nr. 3434. Das untere Exemplar ist *V. „fruticans“*, weist aber zahlreiche Drüsenhaare auf. Standort: ? Kanton Bern. Im Berner Oberland sind *V. fruticans* und *V. fruticulosa* sehr häufig.

1) Für die Überlassung des Materials danke ich den botanischen Museen und Instituten bestens.

2) Die Nummern bezeichnen die einzelnen Bogen des Herbars.

Nr. 3450. Die Pflanze steht zwischen *V. fruticans* und *V. fruticulosa*. Blütenstiele und Kelchblätter besitzen Drüsen. Standort: Voralpen in Oberkrain. Aus dieser Gegend finden sich auch im Wiener Herbar Zwischenformen. In Floren und im Herbar sind für Oberkrain auch *V. fruticulosa* und *V. fruticans* bekannt.

Nr. 3482. Auf einem Blatt des Herbars befinden sich *V. fruticulosa* und *V. fruticans* und eine Zwischenform mit *V.-fruticans*-Typ, auch die Kapseln gleichen sehr *V. fruticans*. Blütenstiele und Kelchblätter haben dagegen Drüsenhaare. Standort: Monte Baldo. In der Flora von Tirol von Dalla Torre-Sarntheim werden für den Monte Baldo *V. fruticans* und *V. fruticulosa* angegeben.

Nr. 3498 zeigt zwei *V. „fruticans“*-Exemplare mit Drüsen an Blütenstielen, Kelchblättern und zum Teil auch an den Kapseln. Standort: Canigon in den Pyrenäen.

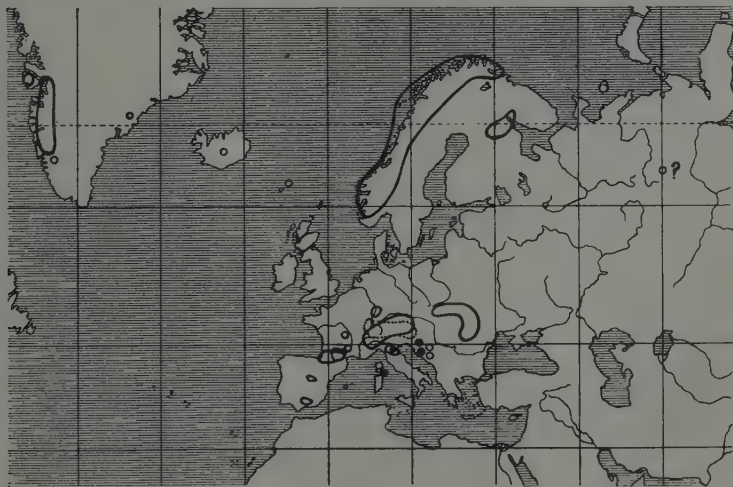


Fig. 9. Verbreitung der Verwandtschaftsgruppe *fruticulosa* nach A. Huber (1929) ergänzt vom Verf.¹⁾.

—— und ○ *V. fruticans* Jacq. und ● *V. fruticulosa* L.

1) Über das beschränkte Verbreitungsgebiet von *V. fruticulosa* im Vergleich zu *V. fruticans* können wir vorläufig nichts Bestimmtes aussagen. Das Auftreten von *V. fruticans* als Glazialrelikt in den Mittelgebirgen des Schwarzwalds und der Vogesen spricht für das größere Alter und die Ursprünglichkeit von *V. fruticans*. *V. fruticulosa* hätte sich dann aus *V. fruticans* durch kleine Mutationsschritte entwickelt. Dieser Prozeß mußte nach der Eiszeit und ausschließlich in den Alpen und vielleicht auch in den Pyrenäen stattgefunden haben. Bei den Mutationen würde es sich in erster Linie um Faktormutationen handeln. Chromosomenmutationen, Polyploidie kommen nicht in Frage, wie die zytologische Untersuchung gezeigt hat. Für Faktormutationen würde auch die Tatsache sprechen, daß die Artmerkmale mendeln. Warum der Mutationsvorgang nicht auch in den nordischen Verbreitungsgebieten von *V. fruticans* vor sich gegangen ist und auf die südlichen Gebiete beschränkt blieb, ist nicht zu sagen.

Nr. 3500. Die Wuchsform dieser Pflanzen ist rein *V. fruticulosa*, auch die Blütenstiele und Kelchblätter sind mit Drüsen besetzt. Die Kapselgestalt gleicht völlig *V. fruticans*. Von demselben Standort ist eine *V.* „*fruticans*“-Form mit wenig Drüsen und eine reine *V. fruticans* vorhanden. Standort: Pic de Salettes, Pyrenäen.

Im Wiener Herbar finden sich die gleichen Zwischenformen, die ich daher nicht aufzählen will. Die Standorte sind zum Teil die gleichen wie im Berliner Herbar, besonders die der Pyrenäen. Es wäre noch interessant, etwas über die Blütenfarbe der Herbarpflanzen zu wissen. Leider läßt sich diese nicht mehr erkennen.

Zusammenfassung.

Veronica fruticans Jacq. und *Veronica fruticulosa* L. besitzen die gleiche Chromosomenzahl. Sie beträgt $n = 8$.

Beide Arten lassen sich leicht miteinander kreuzen. Die Bastarde sind normal fertil.

Die Artmerkmale zwischen *V. fruticans* Jacq. und *V. fruticulosa* L. beruhen (nach Beobachtungen an mutmaßlichen Spontanbastarden) zum Teil auf mendelnden Grundunterschieden. Es ist daher leicht, Neukombinationen zu züchten, bei denen bestimmte Artmerkmale der beiden Spezies miteinander ausgetauscht sind.

Die in der Literatur beschriebenen Formen und Variationen von *V. fruticans* Jacq. und *V. fruticulosa* L. konnten teils experimentell durch Kreuzung (als F_1) hergestellt, teils aus mutmaßlichen Spontanbastarden durch Aufspaltung gewonnen werden. Daraus ergibt sich mit großer Wahrscheinlichkeit, daß die in der Natur auftretenden Zwischenformen Bastarde sind. Das Studium von Herbarmaterial bekräftigte diese Annahme.

Das Verbreitungsgebiet von *V. fruticans* Jacq. und *V. fruticulosa* L. wurde ergänzt.

Literaturverzeichnis.

Braun-Blanquet, J., Catalogue de la Flore du Massif de l'Aigoual et des contrées limitrophes. Montpellier 1933. — Buxton, B. H. and Darbishire, F. V., On the behaviour of „anthocyanins“ at varying hydrogen-ion concentrations. Journ. of Genetics, Bd. 21 (1929). — Coste, H., Flore descriptive et illustrée de la France, de la Corse et des contrées limitrophes. Paris 1901. — Dalla Torre, K. W. und Sarntheim, L., Flora von Tirol und Vorarlberg. Innsbruck 1900. — Graze, H., Die chromosomalen Verhältnisse in der Sektion Pseudolysimachia Koch der Gattung Veronica. Jahrb. f. wiss. Bot., 77 (1932). — Dies., Weitere Chromosomenuntersuchungen bei Veronica-Arten der Sektion Pseudolysimachia Koch. Jahrb. f. wiss. Bot., 81 (1935). — Härle, A., Die Arten und Formen der Veronica-Sektion Pseudolysimachia Koch auf Grund systematischer und experimenteller Untersuchungen. Bibliotheca Botanica, H. 104 (1932). — Hayek, A. und Markgraf, Fr., Prodromus Florae peninsulae Balcanicae. 2. Bd. Repertorium spec. nov. regni vegetabilis. 1931. — Hegi, G., Illustrierte Flora von Mittel-Europa, Bd. VI 1 und VI 2. München. —

Hofelich, A., Die Sektion *Alsinebe* Griseb. der Gattung *Veronica* in ihren chromosomalen Grundlagen. Jahrb. f. wiss. Bot., **81** (1935). — Huber, A., Beiträge zur Klärung verwandtschaftlicher Beziehungen in der Gattung *Veronica*. I. Die Kernuntersuchungen in der Gattung *Veronica*. Jahrb. f. wiss. Bot., **66** (1927). — Dies., *Veronica* I. Die Gruppe *Leptandra* und die Sektionen *Pseudolysimachia* und *Veronicastrum*. Karten 32–40. Die Pflanzenareale, 2. Reihe, Heft 4. Jena 1929. — Lehmann, E., Geschichte und Geographie der *Veronica*-Gruppe *Agrestis*. Bull. de l'Herb. Boiss., **8** (1908). — Markgraf, Fr., siehe Hayek, 1931. — Neilreich, A., Aufzählung der in Ungarn und Slavonien bisher beobachteten Gefäßpflanzen. Wien 1866. — Ders., Nachträge und Verbesserungen. Wien 1870. — Römpp, H., Die Verwandtschaftsverhältnisse in der Gattung *Veronica*. Repertorium spec. nov. regni vegetabilis. Beiheft L (1928). — Rouy, G. et Foucaud, J., Flore de France. La Rochelle 1901. — Sagorski, E. und Schneider, G., Flora der Zentralkarpathen usw. 2 Bde. Leipzig 1891. — Schinz, H. und Keller, R., Flora der Schweiz. 2 Bde. Zürich 1923. — Schlenker, G., Noch unveröffentlicht. Systematische und experimentelle Untersuchungen in der Sektion *Beccabunga* der Gattung *Veronica*. — Thellung, A., Neues aus den „Berichten der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft“, H. XXIV–XXV, 1915/16 (1916). „Fortschritte der Floristik (Gefäßpflanzen)“. Repertorium spec. nov. regni veget., Bd. XV (1918/19). — Vierhapper, Fr., Veröffentlichungen des Geobotan. Instituts Rübel, H. 1. Zürich 1924. — Vogt, M., Berichte der Schweizerischen Bot. Ges., H. XXIV–XXV (1916). Abschnitt „Fortschritte der Floristik (Gefäßpflanzen)“.

Erklärung zu Tafel I.

Fig. 1. Habitusbild von *V. fruticulosa* L. (3/3037). Beachte die fast senkrecht aufsteigenden Zweige!

Fig. 2. Habitusbild von *V. fruticans* Jacq. (3227). Stengel bogig kriechend, dann aufsteigend. Zweige erst horizontal, dann aufsteigend.

Fig. 3. Wuchsform des F_1 -Bastards.

Fig. 4 und 5. Aufspaltung nach der Wuchsform in der Nachkommenschaft von *V.* 43 (vgl. S. 169). Fig. 4 *fruticans*-Typ; Fig. 5 *fruticulosa*-Typ.

Fig. 6. a Blüte der F_1 -Pflanzen von *V. fruticulosa* \times *V. fruticans*. b–h Aufspaltung in der Blütenfarbe in der Nachkommenschaft eines spontanen Bastards (Nr. 2650).

Beitrag zu einer Flora der Mucorineae Marburgs¹⁾.

Von **Germaine Linnemann.**

Mit 25 Abbildungen im Text.

(Aus dem Botanischen Institut der Universität Marburg a. d. Lahn.)

I. Einleitung.

Die ersten Mucorineen sind schon Ende des 18. und Anfang des 19. Jahrhunderts entdeckt worden. Seitdem hat sich die Zahl der bekannten Arten langsam und ständig vermehrt, so daß sie gegenwärtig schon etwa 250 beträgt. Erst allmählich kam man darauf, den Erdboden auf den Gehalt an Muc. zu prüfen. Solche Untersuchungen liegen aus verschiedenen Ländern vor (vgl. Zycha 1935). Nachdem auch die physiologischen Untersuchungen über Muc. sich vermehrt hatten, wurde man sich über die große Verbreitung dieser Pilze einerseits und ihre wichtige Mitarbeit bei der Zersetzung organischer Substanzen andererseits immer klarer. Trotz aller Ergebnisse bestehen noch große Unklarheiten über Verbreitung, Systematik, Geschlechtsverhältnisse und vieles andere.

Grundlegend für alle Untersuchungen über Muc. ist das systematische Studium. Über die Floren der außerdeutschen Muc. bestimmter Gebiete siehe bei Zycha (1935). Für Deutschland gibt es solche floristischen Bearbeitungen erst in sehr geringer Zahl. Zu nennen wären die Schröters (1886) für Schlesien, Fischers (1892) für Deutschland, Österreich und die Schweiz, Johannis (1932) für den Waldboden Hann.-Mündens und, in neuester Zeit, im Rahmen der Zusammenstellung aller Muc. die Zychas (1935) für die Provinz Brandenburg und das Weserbergland. Aus Hessen sind mir nur die Zusammenstellungen von Fuckel (1869) und Schlitzberger (1886) bekannt geworden, die nur wenige, alle auch bei Marburg vorkommende Arten enthalten.

Von außerdeutschen neueren Bearbeitungen waren mir besonders wertvoll die floristischen Arbeiten Hagens (1908 u. 1910b) über norwegische Muc., Lendners (1908a) über Schweizer Muc., Povahs (1917)

¹⁾ Erschienen als Dissertation der Philosophischen Fakultät der Universität Marburg a. d. Lahn.

über *Muc.* in Michigan (USA.) und Ling-Joungs (1930) über *Muc.* der Auvergne (Frankreich). Bezüglich der *Mortierella*-Arten hatte ich großen Nutzen durch die Arbeit Oudemans' (1902), Dauphins (1908) und Dixon-Stewarts (1932).

Die Bestimmung der *Muc.* ist sehr schwierig. Es ist unerlässlich, jede Art längere Zeit zu kultivieren, immer wieder zu beobachten und zu vergleichen. Die Diagnosen sind außerordentlich zerstreut, oft sehr unvollständig und unsicher, so daß auch gleiche Pilze unter verschiedenen Namen oder verschiedene unter gleichem Namen beschrieben wurden. Eine große Hilfe war mir deshalb die genannte Arbeit Zychas. Als vorbildlich in bezug auf klare Beschreibungen und Abbildungen möchte ich noch einmal besonders Hagem hinstellen.

Als zuverlässigsten Weg der Bestimmung einer Art wählte ich möglichst das Nebeneinanderimpfen der fraglichen Art mit einer sicher bestimmten, womit sich oft eine Nachprüfung der Geschlechtigkeit verbinden ließ. Eine Reihe von fraglichen Arten habe ich noch zurückbehalten, z. T., weil mir Vergleichskulturen fehlten.

Besonderes Gewicht legte ich auf die noch wenig bekannten *Mortierellen*, die im Erdboden sehr häufig und von großer Formenmannigfaltigkeit zu sein scheinen.

Eine Anzahl teils schon bestimmter, teils noch fraglicher *Muc.*, die von Prof. Claußen, von Burkert, Mäckel, Frl. Raßner und Frl. Kehl gesammelt waren, fand ich im Botanischen Institut schon vor. Die übrigen habe ich selbst zusammengebracht.

In Marburg und Umgebung gesammelte Mucorineae:

(Familienübersicht nach Zycha [1935].)

Familie *Mucoraceae*:

(Gattungsübersicht nach Zycha [1935].)

Gattung *Mucor*:

(Unterabteilungen¹⁾ nach A. Fischer [1892].)

a) *Monomucor*:

1. *Muc. Ramannianus* (Autoren im Spez. Teil, S. 181). 2. *Muc. microsporus*. 3. *Muc. Mucedo*. 4. *Muc. albo-ater*.

1) Die von verschiedenen früheren Forschern, Fischer (1892), Hagem (1908), Lendner (1908), benutzte Einteilung in unverzweigte, traubig verzweigte und cymös verzweigte *Muc.*-Arten wurde von Povah (1917) und Zycha (1935) verworfen. Zwar ist die Untereinteilung nach der Verzweigung keine natürliche Gruppierung, und außerdem ist sie durch das Vorkommen von mancherlei Übergangsformen erschwert, aber ich halte die Verzweigungsart der einzelnen Formen im ganzen doch für so charakteristisch und beständig (natürlich unter einigermaßen günstigen Bedingungen), daß ich sie als wesentliches Merkmal beibehalten habe.

b) *Racemomucor*:

5. *Muc. globosus*. 6. *Muc. heterosporus*. 7. *Muc. dispersus* var. *megalospora* n. var.
 8. *Muc. pusillus*. 9. *Muc. genevensis*. 10. *Muc. hiemalis*. 11. *Muc. flavus*. 12. *Muc. christianensis*. 13. *Muc. racemosus*. 14. *Muc. racemosus* var. *brunneus*. 15. *Muc. saturninus*. 16. *Muc. griseo-cyanus*. 17. *Muc. varians*.

c) *Cymomucor*:

18. *Muc. griseo-roseus* n. sp. 19. *Muc. spinosus*. 20. *Muc. circinelloides*. 21. *Muc. strictus*. 22. *Muc. attenuatus* n. sp. 23. *Muc. corticolus*. 24. *Muc. silvaticus*. 25. *Muc. Jansseni*. 26. *Muc. luteus* n. sp.

Gattung *Mucor*:

(Unterabteilungen nach Zycha [1935], Bestimmungsschlüssel bei Zycha.)

A. Sectio *sphaerosporus*.

- Muc. pusillus* (8)¹⁾. *Muc. spinosus* (19).
Muc. dispersus var. *megalospora* (7). *Muc. Jansseni* (25). *Muc. globosus* (5).

B. Sectio *Ramannianus*.

- Muc. Ramannianus* (1).

C. Sectio *racemosus*.

- Muc. racemosus* (13). *Muc. racemosus* var. *brunneus* (14). *Muc. circinelloides* (20).
Muc. griseo-cyanus (16). *Muc. christianensis* (12).

E. Sectio *hiemalis*.

- Muc. varians* (17). *Muc. microsporus* (2).
Muc. genevensis (9). *Muc. hiemalis* (10).
Muc. corticolus (23). *Muc. silvaticus* (24).
Muc. luteus (26).

F. Sectio *flavus*.

- Muc. strictus* (21). *Muc. attenuatus* (22).
Muc. flavus (11).

G. Sectio *Mucedo*.

- Muc. albo-ater* (4). *Muc. Mucedo* (3).
Muc. saturninus (15).

Nicht einzuordnen ist:

- Muc. heterosporus* (6). *Muc. griseo-roseus* (18).

Gattung *Zygorhynchus*:

27. *Z. Moelleri*.

Gattung *Circinella*:

28. *C. Sydowi*.

Gattung *Rhizopus* (Schlüssel auf S. 197):

29. *Rh. nigricans*. 30. *Rh. Tritici*. 31. *Rh. Tritici* var. ? 32. *Rh. Batatas*. 33. *Rh. kasanensis*.

Gattung *Absidia* (Schlüssel auf S. 199):

34. *A. glauca*. 35. *A. Orchidis*. 36. *A. cylindrospora*. 37. *A. fusca* n. sp. 38. *A. Lichtheimi*. 39. *A. gracilis* n. sp.

Gattung *Sporodinia*.

40. *Sp. grandis*.

Gattung *Pilaira*:

41. *P. anomala*.

Gattung *Pilobolus*:

42. *P. crystallinus*. 43. *P. Kleinii*.

1) Nummer der Übersicht auf S. 177 u. 178.

Familie *Thamniaceae*:Gattung *Thamnidium*:44. *Th. elegans*.Gattung *Chaetocladium*:45. *Ch. Brefeldii*.Gattung *Dicranophora*:46. *D. fulva*.Familie *Cephalidaceae*:Gattung *Piptocephalis*: (Schlüssel bei Fischer, 1892, S. 289.)47. *P. corymbifer*.Gattung *Syncephalastrum*: (Schlüssel bei Lendner 1912.)48. *S. nigricans*.Familie *Mortierellaceae*:Gattung *Mortierella*: (Schlüssel auf S. 207).

49. *M. isabellina*. 50. *M. vinacea*. 51. *M. humilis* n. sp. 52. *M. zonata* n. sp. 53. *M. monospora* n. sp. 54. *M. Marburgensis* n. sp. 55. *M. minutissima*. 56. *M. Bainieri*. 57. *M. hygrophila* n. sp. 58. *M. spinosa* n. sp. 59. *M. raphani*. 60. *M. dichotoma* n. sp.

II. Methodik.

1. Das Sammeln der Mucorineae.

Um einen Einblick in die Muc.-Flora Marburgs zu gewinnen, untersuchte ich vor allem Bodenproben, die ich gewöhnlich wenige Zentimeter unter der Erdoberfläche entnahm und in sterilisierte Büchsen oder Reagenzröhrchen füllte. Von den etwa 80—85 Erdproben stammten die meisten aus möglichst verschiedenen Waldböden, einige aus Ackerböden, Gartenerde, Kompost und von Wegen. Ferner legte ich Mist von verschiedenen Tieren, Pflanzenfressern und Tierfressern, in sterilen Schalen auf angefeuchtetem Fließpapier aus, desgleichen frisches und schon befallenes Obst, frische und schon befallene Hutpilze, besonders Agaricaceen, und allerlei andere organische Substanzen.

Die Pilze brachte ich vor der Untersuchung in Reinkultur, um möglichst einheitliche Bedingungen zu schaffen und um die durch Mischkultur bedingten Irrtümer zu vermeiden. Aus diesem Grunde entgingen mir allerdings solche Arten, die besondere Anforderungen an die Kultur stellen und auf meinen Nährböden nicht keimten, z. B. manche Mistbewohner (*Pilobolus*-Arten und *Cephalideae*, vor allem *Syncephalis*-Arten).

2. Nährböden.

Als häufigsten Nährboden benutzte ich Bierwürzeagar (Bw. ag.). Ich gebrauchte Löfflunds Malzextrakt, verdünnte ihn mit Leitungswasser bis auf das spezifische Gewicht 1,035 und kochte diese Lösung

mit 2% Agar-Agar etwa $\frac{1}{2}$ bis 1 Stunde. Mittels einer Saugpumpe wurde der flüssige Agar, nachdem das verkochte H_2O wieder aufgefüllt war, durch ein mit heißem Wasser angefeuchtetes Wattefilter filtriert, sofort in Flaschen eingefüllt und im Dampftopf sterilisiert. Nach 24 Stunden nochmaliges Sterilisieren.

Für gewisse Versuche waren die von Klebs (1898) zur Zucht von Zygoten und Sporangien bei *Sporodinia grandis* benutzten Nährböden:

	A. (Zygoten)	B. (Sporangien)
Agar-Agar	1,5 %	2,0 %
Traubenzucker	5,0 %	0,5 %
Pepton.....	1,0 %	0,3 %
KH_2PO_4	0,05 %	0,05 %
$MgSO_4$	0,02 %	0,02 %
NH_4NO_3	0,05 %	0,05 %
$Fe_2(PO_4)_2$	0,001%	0,001%

sehr brauchbar.

Um *Absidia*-Arten auf ihre Farbe hin zu vergleichen, benutzte ich ungeschälten, körnig gekochten Reis, den ich wiederholt in den Kulturschalen in Abständen von 24 Stunden etwa 5—10 Minuten im Autoklaven bei ca. 120° sterilisierte.

Über den Mistdecoct für mistbewohnende *Muc.* siehe bei *Pilobolus*. — Für die *Rhizopus*-Kulturen nach Hanzawa stach ich mittels Korkbohrer 10—12 mm im Durchmesser und ca. 50 mm in der Höhe messende Zylinder aus geschälten Kartoffeln aus, halbierte sie durch einen Diagonalschnitt und füllte sie in Reagenzröhren. Sterilisieren zweimal, das zweite Mal nach 24 Stunden, im Autoklaven bei 120° ca. 5—10 Minuten. — Die übrigen ausprobierten Nährböden, wie Biomalz und Pflaumendecoct, erwiesen sich als nicht günstiger als Bw.ag., so daß ich es bei dem Versuch beließ. — Es wäre noch zu erwähnen, daß ich für Mortierellen, insbesondere für eine wasserliebende Art, Ameiseneier in sterilisiertes Leitungswasser auslegte, worauf sich einige Arten gut entwickelten.

Die Nährbodendicke in den Schalen betrug etwa 5 mm; für die Reagenzglaskulturen verwandte ich Schrägagar.

3. Kulturgefäße.

Als solche benutzte ich Petrischalen von 70—100 mm Durchmesser und 12—20 mm Höhe, gewöhnlich 100 mm im Durchmesser messende und 20 mm hohe; Reagenzröhren von 15 mm Durchmesser und 150 mm Länge.

4. Beimpfung der Nährböden und Entnahme der Mucorineae.

Mittels ausgeglühter und durch Bw.ag. benetzter Platinnaedel entnahm ich Erdkrümchen oder das auszuimpfende Pilzmaterial und strich es in drei parallelen Strichen auf dem Agar aus. Die nach 1—2 Tagen gekeimten Sporen stach ich in kleinen dreieckigen Agarstückchen mit einem sterilen, feinen Skalpell aus und übertrag sie in neue Schalen. Bei Erdaussaaten wartete ich auch oft größere Mycelstadien ab, um die Muc. besser von den übrigen Pilzen unterscheiden zu können, und stach dann in gleicher Weise ein Randstück aus dem Mycel aus. Gewöhnlich waren die so übertragenen Arten gleich rein.

5. Aufbewahrung und Umimpfung der Kulturen.

Die Stämme, die zeitweise zur genaueren Untersuchung nicht gebraucht wurden, impfte ich als Reinkulturen in Reagenzröhren und bewahrte sie in kleinen Holzgestellen in einem Dunkelraum bei ca. 10—16° C auf. Nach einigen Monaten war infolge der Austrocknung und Erschöpfung des Nährbodens einerseits und der begrenzten Lebensdauer der Mycelien und Sporen andererseits eine Umimpfung notwendig. Die Lebensdauer der Reagenzglaskulturen ist nicht nur von den Außenbedingungen, wie Nährboden, Luftfeuchtigkeit usw., abhängig, sondern sie ist auch bei den einzelnen Arten verschieden. *Rhizopus*-Arten, *Dicranophora* f., *Sporodinia grandis*, *Mucor strictus* und *Mucor luteus* haben eine kürzere Lebensdauer, so daß ich sie nach 4—6 Monaten umimpfen mußte. Die meisten Arten leben bei guten Außenbedingungen 12 Monate. Dagegen keimten *Mortierella*-Arten (*Mort. isabellina* und *Mort. vinacea*) und *Mucor Ramannianus* noch nach 25 Monaten.

III. Systematischer Teil.

Familie *Mucoraceae*.

Gattung *Mucor*.

1. *Mucor Ramannianus* Möller.

Lit. Möller 1903: 330; Hagem 1908: 20, Fig. 2; Sacc. Syll. 1905, 17: 499; Zycha 1935.

Fundorte: In 24 Erdproben aus der Umgebung Marburgs, und zwar 10 mal aus Nadelwalderde (*Picea exc.*, *Pinus silv.*, *Abies alba*), 7 mal aus Buchenwalderde, 2 mal aus Eichenwalderde, 2 mal unter *Aira flexuosa* und je 1 mal unter *Calluna vulg.*, von alter Baumrinde und aus einer Sphagnumstelle auf einem Waldweg. Außerdem mehrmals in einer Erdprobe von Madeira.

Sonstiges Vorkommen: Im Waldboden, häufig. Siehe Zycha 1935.

Typische Art mit Mortierellen-Charakter. Gute Abbildung bei Hagem. Zygoten unbekannt. Ausgiebige Versuche Johannis (1932) verliefen ergebnislos, so daß er sich der Ansicht der meisten Forscher, die bei *Muc. R.* den Verlust der Sexualität

annehmen, anschoß. Da weder bei diesem Pilz noch bei den sehr ähnlichen Arten, *Mortierella isabellina* und *Mort. vinacea*, die geschlechtlichen Verhältnisse bekannt sind, ist über die Stellung von *Muc. R.* schwer zu entscheiden. Ich halte ihn eher für

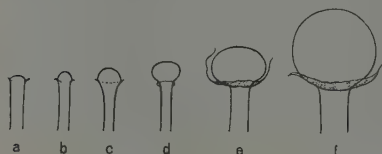


Fig. 1. Columellen von *Mortierella isabellina* (a-c), *Mucor Ramannianus* (d) und *Mucor griseo-roseus* (e, f); letztere Art hat für Mucoraceae besonders kleine Columellen (460:1).

eine Art *Mortierella*, da innerhalb des Formenkreises von *Mort. isabellina* das Auftreten kleiner Columellen zu dem Vorhandensein der Columella bei *Muc. R.*, dem eigentlich einzigen Mucor-Merkmal, überleitet (Fig. 1).

2. *Mucor microsporus* Namysl. = *Muc. cylindrosporus* Ling-Joung (n. Zycha).

Lit. Namyslowski 1910b: 517; Ling-Joung 1930: 731, Abb.; Zycha 1935.

Fundort: E¹ 32 (γ u. μ), isol. 6. X. 33, unter Mischbestand Fichte-Buche, Teufelsgraben bei Wehrda.

Sonstiges Vorkommen: In Erde, wenig gefunden. Siehe Zycha 1935.

Gut übereinstimmend mit den verschiedenen Beschreibungen, besonders mit der Ling-Joungs, die auf die mehr zylindrischen (Namyslowski: elliptisch) Sporen und die häufigen Anschwellungen im Träger, vor allem unterhalb des Sporangiums, hinweist. Zygoten unbekannt.

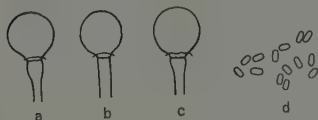


Fig. 2. *Mucor microsporus* Namysl. a-c = Columellen, a u. c mit sub-sporangialer Anschwellung im Träger (200:1); d = Sporen (460:1).

3. *Mucor Mucedo* (Linné) Fresenius.

Lit. Fresenius 1850: 7, Abb. 1-11; Brefeld 1872, 1: 7, Taf. 1u. 2; Fischer 1892: 186; Sacc. Syll. 1888, 7, 1: 191; Zycha 1935.

Fundorte: 7mal von Pferde- und Rehmist isol. Marburg.

Sonstiges Vorkommen: Selten in Erde, typischer Mistbewohner, verbreitet. Siehe Zycha 1935.

Meine Stämme stimmten mit der Beschreibung Brefelds und Fischers gut überein; alle zeigten die charakteristischen gleichartigen Sporen, die Brefeld abbildet.

Heterothallische Art. Zygoten von Brefeld zuerst gefunden und beschrieben. Meine eigenen Versuche erfolglos.

4. *Mucor albo-ater* Naumov.

Lit. Naumov 1915, Fig. 3; Zycha 1935, Fig. 26.

Fundorte: A₁, isol. 12. I. 34, von einem verfaulenden Apfel, Hann.-Münden; B₂ a, isol. 24. X. 33, von einer befallenen Eßbirne, Marburg; E 54 d a, isol. 30. IV. 34,

1) Der Buchstabe E bedeutet Erde, M = Mist, P = Pilz; entsprechend bezeichnete ich die Stämme von Früchten usw. (z. B. A = Apfel, Ba = Banane). Die verschiedenen kleinen lateinischen Buchstaben hinter den Zahlen bedeuten verschiedene Proben vom gleichen Substrat, die kleinen griechischen Buchstaben die verschiedenen Stämme des gleichen Substrats. Cl. = von Prof. Claussen, K. = von Frl. Kehl isoliert.

von Komposterde, Marburg; E 23 \times a K, isol. 21. X. 32, vom Sommergartenweg Marburg; E 14 K, isol. 19. X. 32, aus Kompost, Marburg.

Sonstiges Vorkommen: Nach Naumov in Rußland auf verschiedener organischer Substanz. Nach Zycha auf Kaninchenmist und mehrmals in Erde, Hann.-Münden.

Typische Formen. Diagnose bei Zycha.

Schwierigkeiten bietet das Einordnen nach der Verzweigungsform. An den sehr kräftigen bis 80 μ breiten Trägern entstehen gewöhnlich nach einigen Tagen unterhalb einer Querwand sehr kleine, reich cymös verzweigte Seitenäste, desgleichen aus dem Substratmycel. Es können auch längere, kräftige, unverzweigte Seitenäste aus dem Hauptträger entstehen. Während zunächst unverzweigte Träger gebildet werden (Monomucor), ist die Verzweigung etwas später primär racemös und die Verzweigung der Seitenäste in sich cymös. Da aber die sekundär entstehenden Träger vorwiegend außerordentlich klein sind im Vergleich zu den primären, stelle ich *Muc. albo-ater* zu Monomucor.

Geruch aromatisch! — Zygoten unbekannt.

Meine Versuche, im Dunkeln und Hellen Zygoten zu erhalten, waren erfolglos.

Außer der normalen Form isolierte ich von Ameiseneiern in Wasserpilz-Kulturen im Februar 1934 einen Stamm, der während eines Jahres bei allen Ausimpfungen abweichend im Rasen war. Die hohen betauten Träger entstehen bei dieser Form teils aus dem Substratmycel, teils aus dünnem, stark verzweigtem Luftmycel, in das sich das Substratmycel fortsetzt. Außer den kräftigen hohen Trägern und den sekundären sehr kleinen cymösen Trägern entstehen aus diesem Luftmycel zahlreiche niedrige, aber ziemlich kräftige, sich später gedrängt cymös verzweigende Träger. Der Rasen ist nur sehr locker im Gegensatz zu dem dichten Rasen der normalen Form.

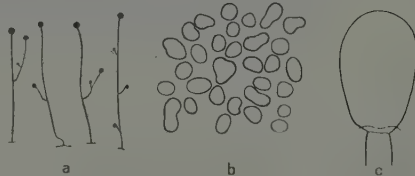


Fig. 3. *Mucor heterosporus* Fischer. a = Verzweigung, schematisiert; b = Sporen (460:1); c = Columella (200:1).

5. *Mucor globosus* Fischer = *Muc. sphaerosporus* Hagem.

Lit. Fischer 1892: 202; Hagem 1908: 22, Fig. 4; Sacc. Syll. 1912, 21: 814; Zycha 1935.

Fundorte: Wu 1a, isol. 19. I. 34, von Wurst aus Schlesien; E 54a β , isol. 21. II. 34, Komposterde Marburg.

Sonstiges Vorkommen: In Erde oder auf zerfallenden organischen Substanzen, überall (Europa, England, Nordamerika), aber nur vereinzelt.

Gute Übereinstimmung mit Hagens Beschreibung. Fischers Diagnose ist nur in der Angabe der Columellagröße etwas abweichend von Hagens und meinen eigenen Beobachtungen. Da die Art gemischt racemös und cymös verzweigt ist, erklärt sich die Stellung von Hagens *Muc. sphaer.* innerhalb der Racemo-Gruppe und von Fischers *Muc. glob.* innerhalb der Cymo-Gruppe. Meine Stämme wiesen leichte Unterschiede in Höhe und Farbton auf.

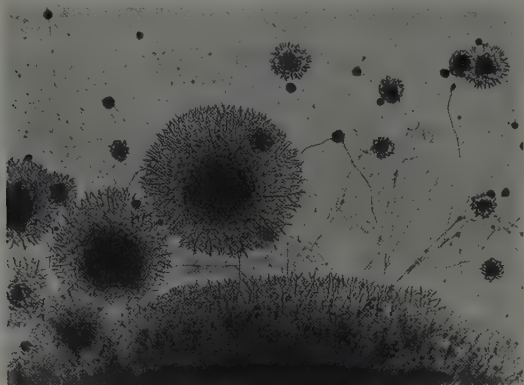
Zygoten unbekannt.

6. *Mucor heterosporus* Fischer.

Lit. Fischer 1892: 199.

Fundort: E 80 β , isol. 6. IX. 34, unter *Clitoria Ternata*, Victoria regia-Haus, Marburg, Botan. Garten.

Sonstiges Vorkommen: Mist von Fleischfressern.

Fig. 4. *Mucor dispersus* Hag. var. *megalospora* nov. var. Myzelrand mit den begleitenden Myzelrosetten. Auf Bw. ag.

Im wesentlichen gut übereinstimmend mit Fischer, nur größere Extreme in den Maßen, und zwar:

Rasen (zuerst grauweißlich mit violetterm Ton, später graugelblich) bis 1,5 cm hoch; Träger 12–40 μ breit; Sporangien 30–160 μ im Durchmesser (zuerst weißlich, dann violettgrau, dann schwärzlich); Columella öfters bis 112,5 μ hoch und

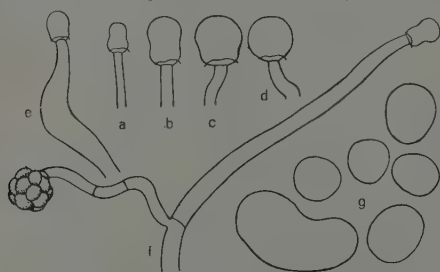


Fig. 5. *Mucor dispersus* Hag. var. *megalospora* nov. var. a–d = Columellen (200:1); e = oberes aufgeblähtes Ende eines Trägers, f = Verzweigung (140:1); g = Sporen (460:1).

Fundort: E 54 δ , isol. 21. II. 34, Komposterde, Marburg.

Vorkommen: (von *Muc. dispers.*). In Norwegen 1 mal von Hagem aus wenig tiefer Erde auf einem Syenitfelsen isol.; von Ling-Joung (1930) aus Erde nahe Puy de Perdrix, Auvergne. Anscheinend selten.

bis 95,8 μ breit; Sporen kuglig (unregelmäßig!) bis etwas länglich, 3,5–4,5 μ zu 4,5 bis 6,3 μ , einzelne längliche, nierenförmige etwa 11 μ lang.

Zygoten unbekannt.

7. *Mucor dispersus* Hagem var. *megalospora* n. var. (*megalospora* wegen der großen Sporen).

Lit. (zu *Muc. dispers.*). Hagem 1910b: 272, Fig. 4; Sacc. Syll. 1912, 21: 821; Zycha 1935.

Die im folgenden aufgeführten Abweichungen vom Originalstamm ließen mir die Aufstellung einer Varietät als berechtigt erscheinen:

Bierwürzeagar 1,035.

Muc. dispersus Hagem

Keimung: Anschwellung der keimenden Spore auf ca. 20 μ , keimend mit einem sich bald gabelnden oder Seitenfäden abgebenden Hauptfaden. Manchmal Keimung mit 2 Fäden. Bogenförmiger Verlauf der jungen Keimfäden.

Mycel: Etwa normale Ausbreitung.

Haupt- und Seitenfäden wenig in der Breite unterschieden.

Mycelanschwellungen zahlreich.

Rasen: Dicht (nach Hagem kein oder wenig dichter Rasen!), zahlreiche niedrige, stark verzweigte Träger. Sporangien nicht dem bloßen Auge gut sichtbar.

Sporang.: 15–50 μ .

Colum.: Gewöhnlich stumpf kegelförmig.

Sporen: (9–10–) 11 bis 13 (–15 bis 18) μ D.

Die übrigen, nicht angeführten Merkmale entsprechen sich.

Zygoten unbekannt. Zygotenansätze bekam Hagem mit *Muc. lamprosporus* Lendner. Da mir diese Art nicht zur Verfügung stand, habe ich entsprechende Versuche nicht angestellt.

8. *Mucor pusillus* Lindt.

Lit. Lindt 1886: 272, Taf. 2 u. 3; Fischer 1892: 201; Hagem 1908: 29, Fig. 10; Sacc. Syll. 1891, 9: 335.

Fundorte: Heu 2, isol. 12. II. 34, von Heu, Marburg. Ba 8, isol. 13. II. 34, von Bananenschalen, Marburg.

Beide Substrate angefeuchtet im Thermostaten von 40°.

Sonstiges Vorkommen: Anscheinend überall verbreitet (siehe Zycha 1935), wenn auch wegen des hohen Temperaturoptimums nicht so oft isoliert. Mehrmals auf angefeuchtetem Brot, zuerst von Lichtheim (1885) in Bern; öfters als pathogener

var. *megalospora*.

Anschwellung der keimenden Spore auf 30–40 μ , keimend mit mehreren starken, sich sehr bald verzweigenden Fäden, die manchmal in verschiedenen Richtungen aus der Spore auswachsen oder in zunächst gleicher Richtung in typischer und geweihtartiger Weise.

Sehr langsame Ausbreitung, infolgedessen können die Sporangien der sich niederlegenden Träger ihre Sporen am Rande des Mycels auskeimen lassen, so daß der Mycelrand von vielen kleinen Mycelrosetten begleitet ist (Fig. 4).

Seitenfäden, die sich wiederum in immer feiner werdende Fäden verästeln, in der Breite von den besonders kräftigen Hauptfäden abweichend.

Mycelanschwellungen noch viel zahlreicher als bei *Muc. disp.*

Dicht, nur hohe dünne, bald zusammensinkende Träger. In dem zarten Luftmycel sind die Sporangien als weiße Punkte dem bloßen Auge gut sichtbar.

60–80 μ .

Gewöhnlich gedrunken zylindrisch mit Einschnürung in der Mitte.

16 bis 22 μ , meist 20 μ D., häufig größer.

Pilz beschrieben, zuerst von Lindt (1886). Nach Miehe (1907 u. 1930) an der Selbst-erhitzung des Heues beteiligt.

Übereinstimmend mit Lindt und Hagem.

Zygoten unbekannt.

9. *Mucor genevensis* Lendner.

Lit. Lendner 1808a: 80, Fig. 27; Sacc. Syll. 1912, 21: 1819; Zycha 1935.

Fundort: M 23, isol. Okt. 1934, von Rehmist, Marburg.

Sonstiges Vorkommen: Nicht häufig, aus Waldboden von Lendner (Schweiz), Hagem (Norwegen), Zycha (Deutschland) und Ling-Joung (Frankreich) isoliert.

Von Zycha einmal auf einem Hutzpilz gefunden.

Homothallisch. Übereinstimmend mit Lendner (1908), Rasen von 1,5 cm Höhe, immer mit zahlreichen Zygoten und zahlreichen Sporangien.

10. *Mucor hiemalis*

Wehmer.

Lit. Wehmer 1903: 36, Fig. 1–9; Hagem 1908: 24, Fig. 5–8; Sacc. Syll. 1905, 17: 494; Zycha 1935.

Fundorte: Sehr häufig in verschiedenen Waldböden, in Kompost, Gartenerde, auf Mist, Pilzen,

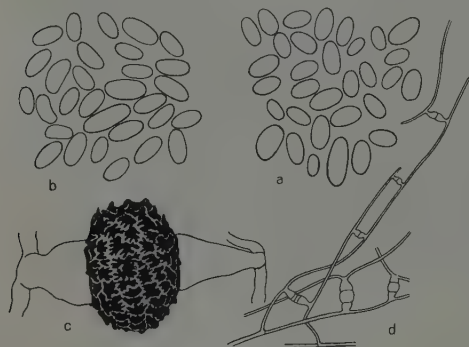


Fig. 6. *Mucor flavus* Bainier. a = Sporen vom a-Geschlecht, b = Sporen vom b-Geschlecht (460:1); c = reife Zygote (200:1); d = Zygotenbildung (42:1).

Früchten usw. — Am häufigsten gefundene Mucorinee, besonders in Walderde. Auch in einer Erdprobe aus dem Mercedes-Wald auf Teneriffa.

Sonstiges Vorkommen: Überall sehr häufig. Siehe Zycha 1935.

Gute Diagnose und Abbildung bei Hagem.

Heterothallisch. Zygoten zuerst von Hagen (1908) beschrieben. Über die Geschlechterverteilung sagt Hagem, daß er von 52 Isolierungen (Norwegen) 3 (+)-Mycelien, 20 (–)-Mycelien, 3 vermischte (+) und (–)-Mycelien und 26 neutrale Mycelien bekam.

Von den letzteren waren 3 Stämme anfänglich noch imstande, Zygoten zu bilden, sie verloren ihre sexuelle Fähigkeit völlig nach einigen Monaten. Daraus schließt er (jedenfalls für die Umgebung Oslos), daß etwa die Hälfte der aus dem Erdboden isolierten Mycelien neutral und von den geschlechtlich reagierenden die (–)-Mycelien weit häufiger sind.

Ich habe alle gefundenen *M.-hiemalis*-Stämme auf ihre Sexualität untersucht, indem ich immer dieselben, lange im Institut kultivierten Stämme zur Nachprüfung verwandte. Ich fand, daß 16 = (+)-Mycelien waren, 19 = (–)-Mycelien, und 12 mal fand ich in derselben Schale Zygoten; 5 Stämme zeigten keinerlei geschlechtliche Reaktion, davon war einer aus einer Erdprobe, die noch andere *M.-hiemalis*-Stämme, und zwar mit schwacher sexueller Fähigkeit, lieferte. Die meisten Stämme bildeten

reichlich, nur einige zeitweise oder schwach Zygoten. Auf die starke Rassenbildung und die damit zusammenhängende abgestufte Sexualität bei *Muc. hiemalis* ist schon verschiedentlich hingewiesen worden (Price 1927, Ling-Joung 1930). — Ich möchte noch von Agaricaceen stammende Rassen erwähnen, die sich durch die außerordentlich verschiedene Sporengröße auszeichnen. Sporen 2,2–7,2 zu 5,4–16,2 μ ! Alle diese Isolierungen reagierten sehr gut mit *Muc. hiemalis* (+).

11. *Mucor flavus* Bainier.

Lit. Bainier 1903: 157; Hagem 1908: 21, Fig. 3; Sacc. Syll. 1905, 17: 495; Zycha 1935.

Fundorte a-Stämme¹⁾: M 7 α , isol. 18. XII. 33, Kot von Wiesel (?), Damm bei Marburg; E 40 α (u. β), isol. 25. X. 33, Eichenbestand, Kirchspitze bei Marburg; E 58 β , isol. 1. VII. 34, Gartenerde, unter *Marlynia fragans*, Bot. Garten Marburg.

b-Stämme: Inf. 1, isol. 2. V. 34, von Leuchtbakterienkultur auf Heringslake-Gelatine; M 16 α , isol. 19. III. 34, von Rehmist, Marburg.

a- und b-Stämme: M 3, isol. 27. X. 33, Kot von Hund (oder Fuchs?), Hann.-Münden, nahe Schäferhof.

Sonstiges Vorkommen: In verschiedenen europäischen Ländern im Waldboden. Siehe Zycha 1935.

Typische Art, deren Diagnosen übereinstimmen, bis auf gewisse Unterschiede, auf die ich unten eingehe. Gute Beschreibung und Abbildung bei Hagem (1908).

Heterothallisch. Zygoten wurden von Bainier gefunden und seitdem m. W. nicht wieder. Es gelang mir, die Zygoten von allen *Muc.-flavus*-Stämmen zu bekommen, und zwar bei Temperaturen zwischen 10 und 20°, aber nur im Dunkeln.

Meine Bemühungen, die Entwicklung der Zygoten zu zeichnen, mißlangen immer, weil sie zu lichtempfindlich waren. Die Zygoten bildeten sich etwa nach 6 Tagen leiterförmig zwischen Sporangienträgern, und zwar vor allem unterhalb des Petrischalendeckels. Sie sind im Verhältnis zu den Sporangien klein und werden bald schwärzlich. Gestalt siehe Fig. 6; Größe 80–140 zu 100–160 μ . Hagem (1908) bildet zweierlei Sporenformen ab: die einen lang, schmal und doppelt so lang als breit, die anderen kürzer und breiter. (Die ersteren entstammten einer Isolierung, die heller und niedriger war.) Hagem vermutete schon ihre Zugehörigkeit zu den neutralen Mycelien verschiedener Geschlechter. Nachdem ich alle Stämme auf ihr Geschlecht hin geprüft hatte, bemerkte ich, daß sich alle Stämme des einen Geschlechts (b) so von denen des anderen durch ihre helleren und zarteren Rasen unterscheiden, daß ohne weiteres die Geschlechtszugehörigkeit schon an dem äußeren Habitus erkennbar ist. Nach meinen vorläufigen Untersuchungen dehnt sich diese Verschiedenheit auch auf die Sporen aus, indem die der helleren Mycelien (b) länger und schmaler sind als die der übrigen. Ich glaube also, daß Hagem tatsächlich die beiden verschiedengeschlechtigen Mycelien vorlagen. Allerdings gibt es bei beiden Geschlechtern kürzere breite und längere schmale Sporen; nach vorläufigen Messungen ist aber die Anzahl der doppelt so langen als breiten Sporen bei dem einen Geschlecht (b) etwa 30%, bei dem anderen (a) etwa 7%. Genauere Messungen habe ich vorläufig noch zurückstellen müssen. Immerhin ist der Unterschied der Sporen der beiden Geschlechter schon ohne Messungen deutlich.

1) Ich habe hier für die beiden Geschlechter die Bezeichnungen a und b gewählt, weil ich bisher nicht habe feststellen können, welches der beiden Mycelien mit dem (+)- und welches mit dem (–)-Mycel kopuliert.

Versuche, *Muc. flavus* mit *Muc. hiemalis* zu einer geschlechtlichen Reaktion zu bringen, mißlingen.

Es gelang mir auch nicht, die Zygoten von *Muc. flavus* zur Keimung zu bringen.

12. *Mucor christianensis* Hagem.

Lit. Hagem 1920b, 268—272; Povah 1917: 291; Sacc. Syll. 1912, 21: 819. Fundort: E 54b α , isol. 8. III. 34, aus Komposterde, Marburg.

Sonstiges Vorkommen: Von Hagem mehrmals aus Gartenerde und Blumentopferde im Bot. Garten Oslos isoliert; von Povah (1917) 4 mal aus Gewächshäuserde von gefallenem Laub und von Früchten wie *Bertholletia excelsa*.

Zygoten noch unbekannt. — Meine Form bildete im Gegensatz zu Hagem Angabe immer einen Rasen, der aus ziemlich dichten, dünnen, bald umsinkenden Trägern bestand. Im übrigen gute Übereinstimmung mit Hagem. Povah gibt abweichend breitere Träger, 6—16 μ (Hagem 6—10 μ), größere Sporangien und Columellen und eine rauchgraue Farbe des Rasens an. Ich fand, daß meine Isolierung sehr gut von dem sehr nahestehenden *Muc. racemosus* unterscheidbar ist, besonders durch die auffallend vielen Chlamydosporen im Mycel, durch die vorwiegend leicht eingeschnürten Columellen und die hellere, weißliche Farbe des Rasens. Ob diese Form eine selbständige Art darstellt oder (wie Zycha 1935 vorschlägt) zu *Muc. racemosus* als Rasse oder Varietät gehört, wird erst eine genauere physiologische Untersuchung oder auch die Zygotenbildung entscheiden.

13. *Mucor racemosus* Fresenius.

Lit. Fresenius 1850: 12, Taf. 1; Fischer 1892: 192; Bainier 1883: 71 u. 347, Taf. 5, 17, 18; Sacc. Syll. 1888, 7, 1: 192; Zycha 1935.

Fundorte: Über 20 mal isoliert, aus Kompost- und Gartenerde, von Mist, Früchten und als Infektion, nicht aus Waldböden.

Sonstiges Vorkommen: Überall weit verbreitet, besonders auf faulenden Substanzen (vgl. Zycha 1935). Vielfach auch aus Erde isoliert, nach Johann (1932) — abweichend von meinen Beobachtungen — der häufigste *Mucor* in allen untersuchten Waldbodenarten Hann.-Mündens.

Allgemein als sehr variable Art bezeichnet. Meine Stämme stimmten gut zur Beschreibung Fischers.

Zygoten von Bainier gefunden, beschrieben und abgebildet, von anderen Forschern (Hagem 1908, Johann 1932) in vielen Versuchen nicht erhalten. — Ich selbst habe auch Versuche zur Zygotenbildung ohne Erfolg angestellt, und zwar im Dunkeln, im Hellen, bei Zimmertemperatur und niedriger Temperatur.

14. *Mucor racemosus* Fres. var. *brunneus* Morini.

Lit. Morini 1896: 88; Sacc. Syll. 1899, 14: 433.

Fundort: E 77 α , isol. 26. VII. 34, unter *Platyserium bifurcatum*, Gewächshaus, Bot. Garten Marburg.

Sonstiges Vorkommen: Von Morini auf verfaulenden Substanzen nahe Messina gefunden.

Mit den Angaben Morinis in bezug auf den niedrigen, etwa 3—4 mm gleichmäßig hohen Rasen, die braune, gleichmäßige Farbe und die meist kugeligen Chlamydosporen übereinstimmend. Von seiner Beschreibung abweichend ist die reiche Verzweigung meiner Form.

15. *Mucor saturninus* Hagem.

Lit. Hagem 1910b: 265, Fig. 1; Sacc. Syll. 1912, 21: 819; Zycha 1935.

Fundorte: E 3 K, isol. 21. X. 32, Mischbestand mit Buche, Götzenhain, Marburg; E 22 K, isol. 19. X. 32, Erde vom Studentenweg, Marburg; M 11 a, isol. 19. I. 34, Rehmist, Marburg; M 20, isol. 23. II. 34, Schafmist, Marburg; Inf. 1, isol. 17. III. 34, Infektion im Labor. Marburg.

Sonstiges Vorkommen: In Erde und auf Mist, nicht häufig, aber wohl überall. Siehe Zycha 1935.

Zygoten noch unbekannt. — Ich versuchte ohne Erfolg, meine Stämme zur Zygotenbildung zu bringen, und zwar bei Zimmertemperatur und Tageslicht und bei 16–18° im Dunkeln.

16. *Mucor griseo-cyanus* Hagem.

Lit. Hagem 1908: 28, Fig. 9; Zycha 1935.

Fundort: E 54 μ , isol. 20. II. 34, Komposterde, Marburg.

Sonstiges Vorkommen: In Erde und Mist, selten. Siehe Zycha 1935.

Gute Übereinstimmung mit Hagem's Beschreibung. Große Ähnlichkeit mit *Muc. circinelloides* durch die gleichen Sporen, die vermischt traubig-cymöse Verzweigung und die oft gebogenen Seitenäste; auch die typisch graublaue Farbe ist bei beiden, allerdings in verschiedenen Stadien, vorhanden.

Unterscheidungsmerkmale bei Zimmertemperatur, Tageslicht auf Bw.ag.

	Mycelrand	Mycelwachstum	Farbe des Rasens	
			zuerst	zuletzt
<i>M. gris.-cyan.</i>	sehr wenig verlaufende Fäden	kaum Wachstum im Substrat	weißlich	grauschwarz
<i>Muc. circ.</i>	kaum wenig verlaufende Fäden	neben vorwiegend Fäden auf dem Substrat viele im Substrat	grau	bräunlich

Zygoten nicht bekannt.

17. *Mucor varians* Povah.

Lit. Povah 1917: Fig. 1–6; Sacc. Syll. 1925, 24: 4; Zycha 1935.

Fundort: E 77 e, isol. 27. VII. 34, unter *Platyserium bifurcatum*, Gewächshaus, Bot. Garten Marburg.

Sonstiges Vorkommen: Selten, hauptsächlich in Erde. Siehe Zycha 1935.

Große Ähnlichkeit mit *Muc. hiemalis* Wehmer. Mein Stamm bildete Zygotenansätze mit *Muc. hiemalis* (—).

18. *Mucor griseo-roseus* n. sp. (*griseo-roseus* wegen der graurötlichen Farbe).

Fundort: E 33 γ , isol. 10. X. 33, Buchenbestand am Teufelsgraben bei Wehrda.

Kolonie zuerst weiß, dann grau mit mehr oder weniger starkem rötlichen Ton; Träger teils aufrecht, teils niederliegend, klein, zierlich, stark verzweigt; Höhe der Kolonie bis etwa 1,5 cm. Verzweigung der etwas höheren Träger zuerst vorwiegend cymös, vereinzelt racemös; dazwischen niedrigere, stark cymös verzweigte Träger mit fast sitzenden Sporangien. Später unregelmäßiger verzweigt, vermischt traubig, doldig und cymös, vorwiegend cymös. Sporangien 60–70 μ Durchmesser,

zuerst durchsichtig weißlich, dann gelbbraunlich, manchmal violetter Schimmer deutlich. Membran inkrustiert, zerbrechend. Träger 6–10 μ , meist 8 μ , breit; 100 μ bis 1,5 mm lang. Columella farblos; seltener kuglig, meist aufgesetzt halbkuglig und etwas breiter als hoch; 14,6–33,4 μ zu 12,5–33,4 μ . Unregelmäßiger Rest der zerreißen Membran als Kragen zurückbleibend. Sehr viele Sporen, durch eine Zwischensubstanz beim Ausfließen zusammengehalten. Sporen länglich oval bis zylindrisch; im Wasserpräparat 1–2 lichtbrechende Kugeln (Öl?) deutlich sichtbar (in Glyzerin, JJK verschwinden diese); 2–4 zu 4–8 μ , meist ca. 2,7 zu 5,4 μ , etwa doppelt so lang als breit, öfter länger als doppelte Breite. Chlamydosporen und Zygoten nicht beobachtet.

Ähnlich *Muc. subtilissimus* Oud. (= *Muc. Guillermondi* Nadson u. Philippov nach Zycha 1935), besonders in den länglich zylindrischen Sporen mit zwei Öltropfen.

abweichend durch die Farbe des Rasens und die starke Verzweigung.

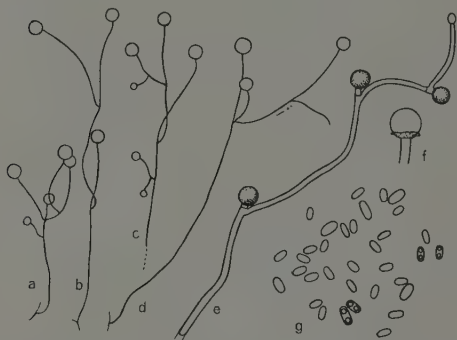


Fig. 7. *Mucor griseo-roseus* n. sp. a–d = höhere kleinverzweigte Träger, a u. c. älter (42:1); e = niedriger Träger mit fast sitzenden Sporangien (140:1); f = Columella (200:1); g = Sporen, einige mit Ölkugeln abgebildet (460:1).

19. *Mucor spinosus* van Tieghem = *Muc. plumbeus* Bonorden.

Lit. Bonorden 1864: 109, Taf. 1; van Tieghem 1876: 390; Fischer 1892: 203; Hagem 1908: 30; Sacc. Syll. 1888, 7, 1: 191 u. 194; Zycha 1935.

Fundorte: In Erde, Kompost, auf Mist, als Infektion, ziemlich häufig.

Sonstiges Vorkommen: Entsprechend den eigenen Beobachtungen. Siehe Zycha 1935.

Typische Art, mit im wesentlichen übereinstimmenden Diagnosen. Leicht erkennbar an den dornigen Auswüchsen der graugelblich getönten Columella. Trotzdem bietet die Variationsfähigkeit bei der Erkennung der Art einige Schwierigkeit. Pováh (1917) z. B. stellte fest, daß Farbe und Höhe mit dem Nährboden wechseln, und daß es zahlreiche Übergangsformen zwischen *Muc. spinosus* und dem nahe verwandten *Muc. spinescens* gibt. Hagem (1908) erwähnt einen Stamm, der durch die größere Höhe und grauer Farbe abweichend ist. Unter meinen Stämmen waren zwei (Cl₁, isol. 8. IX. 25 aus Berlins Umgebung; M 5 β , isol. 11. XII. 33, von Mäusemist, Marburg), die der abweichenden Form Hagens zu gleichen scheinen. In verschiedenen Versuchen, bei denen ich Licht- und Temperaturverhältnisse veränderte, impfte ich sie neben den normalen *Muc. spinosus*. Dabei stellte ich fest, daß zwar jede Form gewissen Variationen in Höhe und Farbton unterlag, aber immer die hellere Form durch die hellere Farbe und größere Höhe abweichend blieb.

Zygoten von Bainier (1884) gefunden und beschrieben. Versuche Hagens (1908), Lendners (1918) und Johans (1932), die Zygoten zu bekommen, erfolglos.

Meine eigenen Versuche bei etwa 14° im Dunkelraum und bei höherer Temperatur im Zimmer desgleichen ohne Erfolg.

20. *Mucor circinelloides* van Tiegh.

Lit. van Tieghem 1875: 94; Fischer 1892: 204; Hagem 1908: 34, Fig. 13; Sacc. Syll. 1888: 7, 1: 201; Zycha 1935.

Fundorte: Auf Mist, in Kompost, Gartenerde, auf Früchten und häufig als Infektion. Etwa 12mal isoliert.

Sonstiges Vorkommen: Überall, Erde und Mist liebend, nicht häufig. Siehe Zycha 1935.

Nach den verschiedenen, sich zum Teil widersprechenden Beschreibungen (vgl. Hagem 1908) ziemlich variabel. Übereinstimmung meiner Stämme mit der Beschreibung und der sehr guten Abbildung Hagems. Gewöhnlich durch die ziemlich kleinen ovalen, ca. 3:5 μ großen Sporen von ähnlichen Formen zu unterscheiden und nur leicht mit *Muc. griseo-cyanus* zu verwechseln (s. bei *Muc. griseo-cyanus*, S. 189 d. Arb.).

Abweichend zwei Stämme: Sa 1 α , isol. 28. III. 34, von Samengemisch; und Käse, isol. 8. VI. 34, von Rahmkäse, Marburg. Bei Sa 1 α sind die Sporen sehr verschieden groß, 2,5–4 zu 3–8 μ , schmal, länglich, häufig einseitig abgeflacht; Träger zeigen unterhalb des Sporangiums manchmal leichte Aufblähung. Bei dem andern Stamm (Käse) sind die Sporen im ganzen deutlich größer, gewöhnlich 5,4 zu 7,2 μ . Wenn auch die Maße der normalen Art sich mit denen dieser Formen überschneiden, so ist doch der Durchschnitt so abweichend, daß sie wohl mindestens Rassen darstellen.

Bainier (1884) beschrieb zuerst die Zygoten. Da er aber von seiner Form keine Maße angibt, ist es zweifelhaft, ob ihm wirklich *Muc. circinelloides* vorlag. Meine Zygoten-Versuche bei 16–20° im Hellen und Dunkeln negativ.

21. *Mucor strictus* Hagem.

Lit. Hagem 1908: Fig. 1, 18; Burkert 1923; Zycha 1935.

Diese Art ist im Marburger Institut von Burkert (1923) genauer untersucht worden. Da die Arbeit nur in wenigen ungedruckten Exemplaren vorhanden ist, möchte ich daraus diejenigen Ergebnisse zitieren, die die umstrittene Frage der Verzweigung bei dieser Art betreffen. Burkert fand, daß es sich um eine deutliche cymöse Verzweigung handelt, indem der ursprüngliche kurze und sterile Hauptträger einen seitlichen langen fertilen Träger austreibt, der den ursprünglichen Hauptfaden so aus seiner Lage drängt, daß dieser wie ein steriler Seitenast wird. Diese Verzweigungsart geht in gesetzmäßiger

sehr typischer Weise vor sich, deren Stufen Burkert genau beobachtete und zeichnete. Seltener ist das Vorhandensein zweier steriler Äste oder einer stärkeren Verzweigung mit Ausbildung von zwei Sporangien. Im übrigen siehe Zycha 1935.

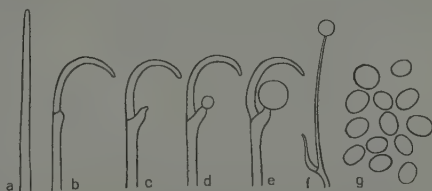


Fig. 8. *Mucor strictus* Hagem. a–f = Entwicklung des Sporangienkopfes nach Burkert (1923), a um 3 h, b um 3¹⁵ h, c um 4 h, d um 4¹⁵ h, e um 5³⁰ h, f um 12³⁰ h (ca. 95:1); g = Sporen (460:1).

Heterothallisch. Zygoten von Claußen 1919 gefunden und von Burkert genauer studiert. Burkert beobachtete Hybridenansätze zwischen *Muc. strictus* und *Muc. hiemalis*.

22. *Mucor attenuatus* n. sp. (*attenuatus* wegen der mit aufsteigender Ordnung der Verzweigung dünner werdenden Äste des Sporangienträgers).

Fundorte: M 13 β , isol. 20. III. 34, von Rehmist, Marburg; E 66 β , isol. 4. VII. 34, unter *Aira flexuosa*, Kahlschlag bei Mollseifen, Schiefer; E 82 β , isol. 24. IX. 34, Komposterde, Sonnenblick b. Marburg.

Rasen gleichmäßig hellgrau, 1–1,5 cm hoch, mit einem süßlichen, obstartigen Geruch; kräftige hohe Träger mit großen Sporangien, sich cymös verzweigend, mit

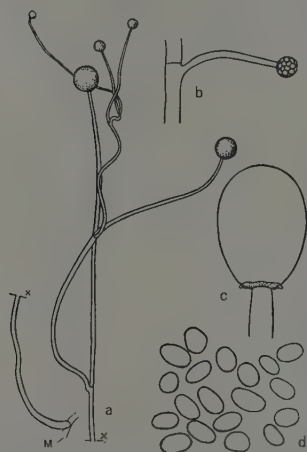


Fig. 9. *Mucor attenuatus* n. sp. a = cymös verzweigter Sporangienträger, M = Mycel (ca. 30:1); b = kleiner späterer Seitenast (140:1); c = Columella (200:1); d = Sporen (460:1).

langen, mit dem Grad der Verzweigung immer feiner werdenden Seitenästen. Außerdem kleine, reich verzweigte Träger seitlich aus einem kräftigen Träger oder unmittelbar aus dem Substratmycel entstehend; Länge von 100 μ bis zu 1 cm, Breite bis zu 40 μ , die letzten Äste eines Verzweigungssystems etwa 8 μ breit. Sporangien zuerst weiß, durchsichtig, mit violetter Schimmer, später graugelb; 20–240 μ groß, die ersten Sporangien der hohen Träger zwischen 100 und 200, die kleinen späteren, 20–40 μ . Columella (bei den sehr kleinen Köpfen gewöhnlich fehlend) oval oder eiförmig, in den kleinen Sporangien oft birnförmig oder halbkugelig, 16,7–120 μ breit und 25–140 μ hoch; die großen, wohlausgebildeten Columellen der ersten Sporangien etwa 79,2–120 zu 91,7–140 μ ; farblos, mit oder ohne Inhalt. Membran fein inkrustiert, zerfließend, einen kleinen Kragen hinterlassend. Sporen breit bis länglich oval, verschieden groß. 4,5–8,5 zu 5–12 μ , Verhältniszahl von Länge zu Breite = 1,4–1,7. Chlamydosporen und Zygoten nicht beobachtet.

Ähnlich *Muc. griseosporus* Povah (1917), *Muc. coprophilus* Povah (1917) und *Muc. piriformis* Fischer (1892).

Abweichend besonders durch die typische Verzweigungsart mit den sich verfeinernden Ästen. Maße wie bei *Muc. coprophilus*, abweichend von diesem durch die Sporenform (bei *Muc. coprophilus* zweierlei Sporen, sehr schmale in größeren und breite Sporen in kleineren Sporangien). Abweichend von *Muc. piriformis* durch die reiche Verzweigung (*Muc. piriformis* nach Fischer unverzweigt oder mit 1–2 kurzen sterilen Seitenästen, von denen zuweilen einer ein Sporangium trägt; nach Zycha mit nur wenigen Seitenästen), ferner durch die später graugelb werdenden (nicht schwärzlich!) Sporangien, die außerdem durchschnittlich kleiner sind.

Möglicherweise ist meine Art mit *Muc. griseo-ochraceus* Naumov (1915) identisch. Die Diagnose nach Zycha (1935) ist nicht ausführlich genug, um eine Entscheidung darüber zu fällen.

23. *Mucor corticolus* Hagem.

Lit. Hagem 1910b: 277, Fig. 8; Sacc. Syll. 1912, 21: 813; Zycha 1935.

Fundorte: In verschiedenen Waldböden des Marburger Buntsandsteins, unter Kiefern, Fichten, Eichen, Buchen, einmal aus Gewächshauserde und einmal aus einem Wiesenrand bei Amöneburg (Basalt). Im ganzen aus Erde von 8 Fundstellen 10mal isoliert.

Sonstiges Vorkommen: Verschiedentlich aus Erde isoliert, nicht häufig. Siehe Zycha 1935.

Diagnose gut mit der Hagem's übereinstimmend. Auf Bw.ag. bildeten meine Stämme ein Substratmycel mit auffallend wenig verlaufenden Fäden und bald zahlreichen, kugeligen, bis $80\ \mu$ im Durchmesser großen Chlamydosporen.

Zygoten unbekannt. Das Gegeneinanderimpfen meiner Stämme zur Zygotenbildung war erfolglos. Dagegen bekam ich mehrfach zwischen einem meiner Stämme und *Muc. silvaticus* (—) Zygotenansätze, und zwar im Dunkeln bei etwa 16° . Sie bildeten sich über dem Substrat seitlich an Sporangienträgern, sehr oft knäuelartig zu mehreren aus einer Stelle. Spätere Versuche bei gleichen Bedingungen schlugen bei allen Stämmen fehl.

24. *Mucor silvaticus* Hagem.

Lit. Hagem 1908: 31, Fig. 11 u. 12; Sacc. Syll. 1912, 21: 819; Zycha 1935.

Fundorte: (+)-Stamm: E 47 β , isol. 26. I. 34, Fichtenwald, Schröck b. Marburg. (—)-Stämme: E 36 α , isol. 14. X. 33, Mischbestand Eiche-Kiefer, unter Kiefer, nahe Behring-Werken, Marburg. E 42 α , isol. 17. XI. 34, Fichtenbestand, Studentenpfad Marburg, E 43 α , isol. 14. XI. 33, aus Fichtenbestand, Studentenpfad Marburg, P 3 α , isol. 31. VIII. 33, von *Gomphidius glutinosus*.

Zygoten: E 62 μ , isol. 5. VI. 34, Buchenwald untermischt, Basalt, Lollarer Kopf bei Gießen.

Sonstiges Vorkommen: Von Hagem mehrmals in den Fichtenwäldern der Umgebung Oslos, einmal an verfallenden Pilzen. Sonst auch aus Erde, nicht häufig, aber wohl überall. Siehe Zycha 1935.

Genauere Übereinstimmung mit der Beschreibung Hagem's. Seine Abbildungen geben das typische Bild der cymösen Verzweigung und der zylindrischen Sporen. Lendners (1908a) Beschreibung und Abbildung ist davon abweichend und mehr auf *Muc. corticolus* zutreffend.

Zygoten von Hagem (1908) beschrieben. Nach ihm Kopulation auf Würze bei $14-15^\circ$ sehr langsam. Ich bekam von allen Stämmen ausgeprägte, etwa $0,5\text{ cm}$ breite Zygotenlinien, und zwar etwa nach 5 Tagen im Zimmer und Dunkelraum, bei $15-20^\circ\text{C}$. Zygoten immer reich mit einfachen und doppelten Azygosporen untermischt.

Es gelang mir ferner, *Muc. silvaticus* (+) und (—) und *Muc. hiemalis* (+) und (—) zur Zygotenbildung zu bringen (Fig. 10). Wieweit es sich hierbei um echte Bastardzygoten handelt, wird nur eine Untersuchung der Kernverhältnisse und das Studium der Keimung klären können. Es

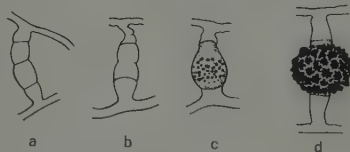


Fig. 10. Bastardzygoten (?) zwischen *Mucor silvaticus* (oben) und *Muc. hiemalis* (unten). a — d = aufeinanderfolgende Stadien von verschiedenen Stellen; bei b Auflösung der Wand zwischen den Gametangien (200:1).

gelang mir nicht, diese Zygoten zur Keimung zu bringen. Ich kreuzte verschiedene *M. silvaticus*-Stämme mit verschiedenen *M. hiemalis*-Stämmen. Es entstanden bei gewöhnlichen Bedingungen etwa 0,5 cm breite Zygotenlinien zwischen den verschiedenen Arten. Die Zygoten waren mit zahlreichen doppelten Azygosporen untermischt, was für *Muc. silvaticus* typisch ist. Die Größe betrug meist etwa 60 μ im Durchmesser. Wieweit diese Zyg. sich durch eine abweichende Struktur auszeichnen, ist schwer zu ermitteln, da beide Arten, *Muc. silvat.* und *Muc. hiem.*, sich in ihrer äußeren Zygotenstruktur (schwarze Dornen mit mehr oder weniger ausgeprägter sternförmiger Basis) sehr ähneln, und außerdem die Zygoten jeder Art einer gewissen Variation in ihrer Struktur unterliegen. Nach meinen bisherigen Beobachtungen ist die „Bastardzygote“ regelmäßiger und klarer in ihrer Struktur als die von *Muc. silvaticus*, die Dornen sind besonders gut ausgebildet, 6—8 μ lang und anscheinend meist kräftiger als bei den sich bastardierenden Arten. Doppelte Azygosporen und schlecht ausgebildete Zygoten sind bei den sich bastardierenden Stämmen weniger häufiger als bei *Muc. silvaticus*. Der Durchschnitt der Zygoten ist größer als bei *Muc. silvaticus*.

Saito und Naganishi (1915a) erhielten Bastard-Zygoten zwischen *Mucor javanicus* (+ u. —), *circinelloides* (+) und *alternans* (—), die nahe verwandte Arten sind (vgl. Lendner 1908: 86). Burgeff (1920b: 322, Anm.) erwähnt, daß ihm eine Kreuzung zwischen verschiedenen Arten auch einmal gelungen ist.

25. *Mucor Jansseni* Lendner.

Lit. Lendner 1908a: 88, Fig. 30; Zycha 1935.

Fundort: E 72 a, isol. 13. VII. 1934, von einem sehr vegetationsarmen Basalt-hang der Amöneburg.

Sonstiges Vorkommen: In Erde, sehr selten, nur einmal von Lendner aus einer Erdprobe vom Mont Blanc (4810 m) und von Ling-Joung (1930) in der Auvergne gefunden.

Gut übereinstimmend mit Lendner in den wesentlichen Merkmalen. Abweichend ist die Rasenbildung.

	Bw. ag.	Weißbrot	Klebs B ¹⁾	Klebs A ¹⁾
Orig. St.	nur spärliche Luftmycel mit Chlamydosporen	nur Luftmycel mit Chlamydosporen	Rasen ca. 1 mm hoch, schwärzlich	nur gelbes, stark ölhaltiges Substratmycel.
E 72	dichter schwärzlicher Rasen 1—1½ cm hoch	wie auf Bw. ag.	Rasen ca. 10 mm schwärzlich	gelbes, stark ölhaltiges Substratmycel mit endständigen Chlamydosporen, Rasen ca. 0,5 cm hoch, verhältnismäßig wenig kräftig

1) Siehe auf S. 180 dieser Arbeit.

Vergärung von Bw.-Lösung (CO₂-Entwicklung) fand auch bei meinem Stamm statt.

Zygoten unbekannt.

26. *Mucor luteus* n. sp. (*luteus* wegen der orangegelben Farbe des Mycels).

Fundorte: (+)-Stamm: P₁ α, isol. 4. X. 33 von *Amanita muscaria*, Lahnberge. (–)-Stämme: P₂, isol. 18. IX. 34 von einer verfaulten Agariacee, Wannkopf, Marburg. E 38 α, isol. 18. X. 33, aus Fichtenwalderde, Lahnberge bei Spiegelslust, Marburg.

Gleichmäßiger Rasen von gut 1,5 cm Höhe, orangegelber Farbe. Wenig Seitenäste in cymöser Verzweigung. Träger sehr fein, 6–14,5 μ breit, gewöhnlich 8–10 μ. Substratmycel und Träger stellenweise mit gelblichem Inhalt gefüllt. Sporangien kugelig, 40–70 μ im Durchmesser, meist 50–60 μ, zuerst durchsichtig weißlich, dann durchsichtig gelb. Membran zerfließend, glatt. Columella kugelig oder fast kugelig, 16–48 μ im Durchmesser, öfter etwas breiter als hoch: 29,5 zu 25 μ, 18 zu 16,7 μ, 25 zu 22,9 μ. Farblos oder auch mit etwas gelblichem Inhalt. Membranrest als kleiner, nach unten gebogener Kragen zurückbleibend. Sporen sehr charakteristisch durch die schmale, ellipsoidische bis fast spindelförmige Form und die außerordentlich verschiedene Größe: 1,5–6 μ breit, 3–16 μ lang, doppelt so lang als breit und mehr als doppelte Breite lang. Chlamydosporen nicht vorhanden und anscheinend deshalb sehr empfindlich gegen Austrocknung.

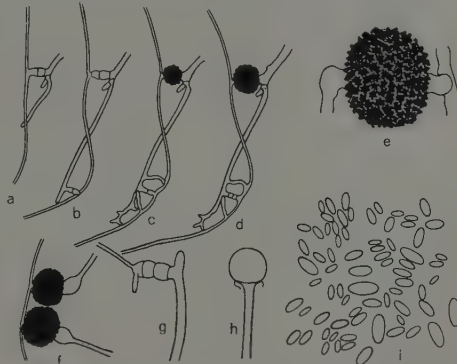


Fig. 11. *Mucor luteus* n. sp. a–d = aufeinanderfolgende Stadien der Zygotenbildung, a um 15⁴⁵h, b um 19⁴⁵h (1. Tag), c um 10³⁰h, d um 11³⁰h (2. Tag) (ca. 85:1); e = reife Zygote (200:1); f = Zygoten, deren erster Suspensor verdickt und endständig ist (85:1); g = Stadium der Zygotenbildung mit ungleich starken Trägern (140:1); h = Columella (200:1); i = Sporen (460:1).

Heterothallische Art. Es gelang mir etwa gleichzeitig, die entgegengesetzten Stämme von verschiedenen Stellen zu isolieren. Sie bildeten unter gewöhnlichen Bedingungen nach etwa 5 Tagen immer eine kräftige, etwa 0,5 cm breite Zygotenlinie. Die Zygoten bilden sich überm Mycel an cymös verzweigten Trägern, an deren Ende später auch Sporangien entstehen können. Die Zygoten tragenden Fäden sind meist verschieden dick, es kann der eine doppelt so stark als der andere sein. Die verschiedene starke Fadenausbildung ist unregelmäßig und steht in keiner Beziehung zur Geschlechtlichkeit. Die Suspensoren werden seitlich oder am Ende des Trägers abgegeben, letzteres gewöhnlich bei den kräftigeren Trägern, die mit einem Seitenzweig an der Basis des Suspensors wieder auswachsen. Suspensoren häufig mit gelblichorangefarbenem Inhalt. Zygoten kugelig, 40–80 μ groß, meist 60 μ; das Exospor hat zahlreiche kleine Dornen mit unregelmäßig sternförmiger Basis. Anfänglich heben sich die

schwärzlichen Dornen noch von dem helleren, grauschwarzen Untergrund ab. Reif ist die Zygote völlig undurchsichtig schwarz.

Mit *Muc. hiemalis* (+) und (-) bildete diese Art unter gewöhnlichen Bedingungen zahlreiche Hybridenansätze. Dabei wurde gewöhnlich zuerst von *Muc. luteus* die Gametangienwand gebildet. Weiter als bis zur Ausbildung der Gametangienwände auf beiden Seiten kam es jedoch nie. Zwischen *Muc. hiemalis* (-) und *Muc. luteus* (+) waren die Hybridenansätze bedeutend zahlreicher als bei den entgegengesetzten Geschlechtern beider Arten.

Gattung *Zygorhynchus*:

27. *Zygorhynchus Moelleri* Vuill.

Lit. Vuillemin 1903a: 117; Hagem 1908: 47, Fig. 22; Zycha 1935.

Fundorte: Zyg. Moell. Cl., isol. 9. VII. 27, aus Erde, Marburg und 18. IX. 23, aus Kartoffelland am Waldrand, Kirchspitze, Marburg; E 11 b β (mehrmals), isol. 22. VI. 33, Sphagnumstelle Teufelsgraben b. Wehrda; E 72 β , isol. 12. VII. 34, sehr vegetationsarmer Basalthang der Amöneburg.

Sonstiges Vorkommen: Überall, in sauren, aber auch in leicht humösen Böden, Kiefernwald usw. Siehe Zycha 1935.

Bei meinen Stämmen immer starke Zygotenbildung neben schwacher Sporangienentwicklung. Bei etwa 10° auf dem Nährboden nach Klebs A (S.180) entwickelten sich die Zygoten etwas schlechter und die Sporangien etwas besser als bei 18–20° auf dem Nährboden nach Klebs B. Außerdem beobachtete ich gleichfalls die günstige Einwirkung niedriger Temperatur auf die Sporangienbildung. Siehe Zycha 1935.

Gattung *Circinella*:

28. *Circinella Sydowi* Lendner = *Mucor laxorhizus* Ling (nach Zycha).

Lit. Lendner 1913: 29, Fig. 1 u. 2; Ling-Joung 1930: 732; Sacc. Syll. 1925, 24: 1; Zycha 1935.

Fundort: E 59 δ , isol. 30. V. 34, Erde aus einer kleinen Sphagnumstelle, Lahnberge Marburg.

Sonstiges Vorkommen: Sehr selten. Siehe Zycha 1935. Von Ling-Joung zweimal in der Auvergne, aus Heideboden und aus torfiger Wiese isoliert.

Gute Übereinstimmung mit Lendner und Ling-Joung. Langsames Wachstum bei Zimmertemperatur auf Bw.ag. — Zygoten unbekannt.

Gattung *Rhizopus*.

Lit. Hanzawa 1915: 230–246, 257–281.

Zur Artunterscheidung bei dieser Gattung benutzte ich als wesentlichstes morphologisches Merkmal die

Fig. 12. *Rhizopus*-Sporen in drei Größenordnungen.
a = *R. Batatas* Nak.; b = *R. kasanensis* Hanz.;
c = *R. Tritici* Saito (460:1).

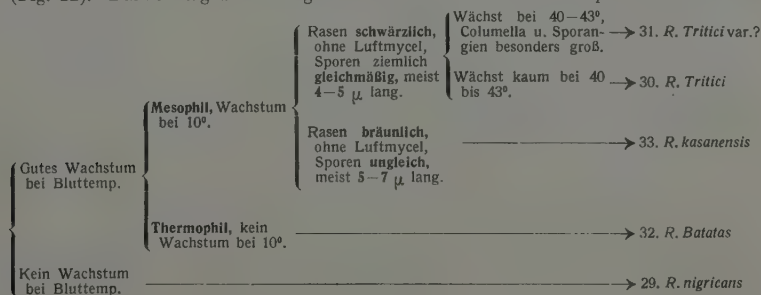
Sporenform und Sporengröße und als wesentliches physiologisches Merkmal die Reaktion auf verschieden hohe Temperaturen. *Rhizop. nigricans* Ehrb. ist sowohl durch die größeren Maße als auch durch die Unfähigkeit, bei Bluttemperatur zu wachsen, leicht zu unterscheiden. Die übrigen Arten sind sich zum großen Teil morphologisch außerordent-

lich ähnlich, die Maße überschneiden sich vielfach, und auch das Verhalten bei verschiedenen Wärmebedingungen ist nicht immer eindeutig und gleichbleibend. Hanzawa untersuchte ca. 14 *Rhizopus* „Arten“ nach allen Richtungen, morphologisch und physiologisch mit dem Ergebnis, daß seine Unterscheidungsmerkmale ihm nur für seine eigenen Stämme einigermaßen zuverlässig erschienen. Zum Vergleich mit Hanzawas Angaben kultivierte ich meine fünf fraglichen *Rhizopus*-Stämme bei verschiedenen Temperaturen auf sterilen Kartoffelstücken in Reagenzröhrchen. Damit verglich ich Material auf Bw.ag. Auf weitere besondere physiologische Versuche mußte ich verzichten.

		10°	20°	35–37°	40–43°
1.	E 58	nach 6–12 Tagen: Anfang der Sporangienbildung; nach 11–20 Tagen: viel Sporangien	gute Entwicklung, nach 3 Tagen viel Sporangien	sehr gute Entwicklung, nach 2–3 Tagen reichliche Sporangien	Sporangienbildung
2.	E 57	Mycel immer schwach entwickelt, keine oder sehr spärliche Sporangien	gute Entwicklung, nach 4 Tagen viel Sporangien	wie 1.	sehr spärliches Wachstum
3.	E III K	wie 1.	wie 1.	etwa wie 1.	wie 1.
4.	E I b β	wie 1.	wie 3.	gute Entwicklung, Sporangienbildung etwas langsamer und weniger als bei 1., 2., 3. u. 5.	Sporangienbildung (weniger)
5.	<i>Rhiz. Moos.</i>	wie 1.	wie 1.	wie 1.	sehr spärliches Wachstum

Nach den Temperaturversuchen gehören vier Stämme: 1, 3, 4, 5, zur mesophilen Gruppe, d. h. sie wachsen und bilden Sporangien bei niedriger Temperatur (8–10°). 2 ist deutlich thermophil, das Mycel blieb bei 8–10° in mehreren Versuchen sehr schwach.

Für die Artunterscheidung innerhalb dieser Gruppen benutzte ich die Schlüssel bei Hanzawa 1915 (S. 232 u. 239), und die Sporenverschiedenheit meiner Stämme (Fig. 12). Danach ergab sich folgender Schlüssel für meine *Rhizopus*-Stämme:



29. *Rhizopus nigricans* Ehrenberg.

Lit. Ehrenberg 1820: 198; Hanzawa 1915: 231; Lendner 1908a: 115; Zycha 1935.

Fundorte: Auf Obst, Pilzen, Samen und in Kompost und Erde von Wegen; nicht in Walderde.

Sonstiges Vorkommen: Entsprechend, überall häufig. Siehe Zycha 1935.

Von allen übrigen *Rhizopus*-Arten leicht durch das Verhalten bei hoher Temperatur zu unterscheiden: wächst nicht bei Blut-Temperatur.

Heterothallisch. (Vgl. Blakeslee 1904: 232.) Zygotenbildende Stämme, *Rhiz. nigr.* II wurden im April 1929 im Bot. Garten in Marburg gefunden. Die übrigen isolierten Stämme prüfte ich mit den Stämmen a u. b aus Hann.-Münden auf ihr Geschlecht. Es trat bei allen Zygotenbildung auf (Bw.ag., Zimmertemperatur), allerdings in manchen Fällen nur schwach. Von 9 Stämmen waren 8 vom Geschlecht a; nur 1 Stamm von *Polyporus* reagierte als b, allerdings nur einmal, spätere Versuche waren erfolglos. Auffallend ist, daß auch von den Zygoten bildenden Stämmen, *Rhiz. nigr.* II Cl. aus dem Marburger Bot. Garten nach wiederholten Umimpfungen nur noch das Geschlecht a übrig blieb. Ich nehme an, daß dieses Geschlecht widerstandsfähiger ist, sich daraus das Vorkommen und auch die erfolglosen Zygotenversuche mancher Forscher erklären. Lendner (1908: 118) vermutete nach seinen Erfahrungen dasselbe für das Vorkommen von *Rhiz. nigricans* in der Umgebung von Genf.

30. *Rhizopus Tritici* Saito.

Lit. Saito 1904b: 157, Taf. 2; Hanzawa 1915: 234, Fig. 3.

Fig. 12.

Fundort: In einer Mooskultur als Infektion, 28. II. 34.

Sonstiges Vorkommen: In Weizenmehlkuchen aus der Stadt Shao-hing, Prov. Cheking (China).

Gute Übereinstimmung mit Saito und Hanzawa. Auf die wahrscheinlich irrtümliche Angabe der Columellagröße in Saitos Diagnose wies Hanzawa schon hin. Mein Stamm hatte Columellen bis zu ca. 120 μ Höhe und 112,5 μ Breite.

Zygoten unbekannt.

31. *Rhizopus Tritici* Saito var ?.

Fundort: E 58 γ , isol. 1. VII. 34, Erde unter *Martynia fragans*, Bot. Garten Marburg.

Übereinstimmend mit der normalen Form *Tritici* in bezug auf Sporen und Chlamydosporen; manchmal auch durch die schwärzliche Farbe des Rasens gemeinsam mit *Tritici* von den übrigen abstechend. Gewöhnlich Rasen etwas heller. Außerdem Träger bis 25 μ breit, Sporangien bis 250 μ groß und Columellen bis 167 μ hoch, z. B. 145,8 zu 167 μ , abweichend von *Tritici* fand bei 40–43° sowohl einigermaßen kräftiges Wachstum als auch Sporangienbildung statt. Allerdings scheint die letzte Unterscheidung nicht sehr stichhaltig zu sein, da auch bei Hanzawa Unterschiede in dieser Beziehung angegeben werden (1915: 258).

Zygoten unbekannt.

32. *Rhizopus Batatas* Nakazawa.

Lit. Nakazawa 1909: 486. Taf. 1 u. 2; Hanzawa 1915: 245, Fig. 12.

Fig. 12.

Fundort: E 57 α , isol. 30. IV. 34, auf Blumentopferde, Hann.-Münden.

Sonstiges Vorkommen: Im Koji für die Batatas-Branntwein-Bereitung, Hachijo, Japan.

Übereinstimmend mit Nakazawas und Hanzawas Angaben bis auf die Streifung der Sporen, die wohl Hanzawa, aber nicht Nakazawa angibt. Diese Art ist deutlich von meinen übrigen *Rhizopus*-Stämmen unterschieden, sowohl durch die Thermophilie als auch durch die großen, eckigen Sporen.

Zygoten unbekannt.

33. *Rhizopus hasanensis* Hanzawa.

Lit. Hanzawa 1912: 407, Taf. 2, Fig. 1; 1915: 235, Fig. 4.

Fig. 12.

Fundorte E I b β , isol. 1. III. 33, Komposterde, Bot. Garten Marburg; E III K, isol. 21. X. 32, Erde aus dem Götzenhain Marburg.

Sonstiges Vorkommen: Von Trubin (1911) aus der Luft in Kasan (Rußland) isoliert.

Übereinstimmend mit Hanzawa 1915. Stamm E I b β ist manchmal heller und hat weniger Sporangien als E III. Da aber solche Variationen auch bei *Rhiz. nigricans* vorhanden sind, halte ich diesen Unterschied für unwesentlich. Bei 40–43° bekam ich zum Unterschied von Hanzawa noch Sporangienbildung; allerdings hatte ich im Thermostaten ein Gefäß mit Wasser gegen die zu starke Austrocknung der Luft aufgestellt. Ob meine Stämme auch die von Trubin (1911) beschriebenen Augenmycosen beim Kaninchen verursachen, konnte ich nicht feststellen.

Zygoten unbekannt.

Gattung *Absidia*.

Lit. van Tieghem 1876: 350; Lendner 1908a: 127.

Bestimmungsschlüssel für die Gattung *Absidia*.

Sporangienträger auf den bogenförmigen Ausläufern; Bogen mehr oder weniger flach gewölbt und unregelmäßig. Sporangien mit Apophyse.	Wachstums-Optimum bei ca. 20°.	Sporen kuglig.	Luftmycel zuerst bläulich grün. → 34. <i>A. glauca</i>
			Luftmycel zuerst violett bis graulich. → 35. <i>A. Orchidis</i>
	Wachstums-Optimum b. 30–40°.	Sporen zylindrisch.	Luftmycel 1–1,5 cm, zuerst hell bis gelblich grau, später bräunlichgrau, gleichmäßig. → 36. <i>A. cylindrospora</i>
			Luftmycel 0,5–1 cm, zuerst grau bis violett, später bräunlich bis dunkelgrau, in d. Mitte heller. → 37. <i>A. fusca</i>
	Wachstums-Optimum b. 30–40°.	Sporen breit oval bis kuglig. Columella meist glatt.	→ 38. <i>A. Lichtheimi</i>
		Sporen längl. oval, nicht kuglig, Columella meist mit Ausstülpungen.	→ 39. <i>A. gracilis</i>

34. *Absidia glauca* Hagem.

Lit. Hagem 1908: 43, Fig. 19–20; Sacc. Syll. 21, 1912: 824; Zycha 1935.

Fundorte: (+)-Stämme: Abs. gl. Cl., isol. 29. XI. 21, aus Berlin; E 73 γ , isol. 12. VII. 34, Wiesenrand mit *Dianthus deltooides*, Amöneburg, Basalt; Ka, isol. 29. VIII. 34, auf gekochter Kartoffel, Marburg. (–)-Stämme: Abs. gl. Cl., isol. 29. XI. 21, aus Berlin; E 36 b, isol. 25. X. 33, aus Mischbestand Eiche–Kiefer, nahe den Behring-Werken, Hinkelbach b. Marburg.

Zygoten: E 41 γ , isol. 3. XI. 33, *Abies-alba*-Bestand, Behringwiese Marburg.

Sonstiges Vorkommen: Nicht häufig, aber ziemlich regelmäßig in verschiedenen Waldböden, anscheinend überall. Siehe Zycha 1935.

Gute Übereinstimmung mit der Beschreibung Hagem's.

Heterothallisch. Alle Stämme mit Kopulationsfähigkeit, ausgenommen Stamm E 65 α , isol. 6. VI. 34, aus einem Eichenbestand bei Damm (b. Marburg). Dieser war gleichzeitig abweichend durch die Farbe, die sowohl auf Bw.ag. als auch auf sterilisiertem Reis von einem anfänglich grünbläulichem Ton in ein entsprechendes, fast schwärzliches Blau übergang, erst nach einigen Monaten in ein mittelmäßig kräftiges Braun.

35. *Absidia Orchidis* (Vuill.) Hagem = *Tieghemella Orchidis* Vuill.

Lit. Vuillemin 1903b: 122, Taf. 5; Hagem 1908: 40–43, Fig. 16–18; Sacc. Syll. 1905, 17: 504; Zycha 1935.

Fundorte: (+)-Stämme: Abs. I. Cl., isol. 29. X. 29, von *Amanita muscaria*, Lahnberge, Marburg; E 40a γ , isol. 6. XI. 33, Eichenbestand, Kirchspitze, Marburg. (–)-Stämme: Abs. Orch. Cl., isol. 18. IX. 23, Buchenwald, Marburg; E 76 γ , isol. 17. VII. 34, Lärchenschonung mit *Calluna vulg.*, Frauenberg, Marburg.

Zygoten: E 18, isol. 17. VII. 33, Lärchenwald, Teufelsgraben b. Wehrda.

Sonstiges Vorkommen: Etwa wie *Abs. glauca*. Nicht häufig, aber regelmäßig im Waldboden. Siehe Zycha 1935.

Gute Übereinstimmung mit Hagem's Beschreibung (1908). Alle Stämme mit Kopulationsfähigkeit.

36. *Absidia cylindrospora* Hagem.

Lit. Hagem 1908: 45, Fig. 21; Zycha 1935.

Fundorte: In verschiedenen Waldböden, Komposterde, Gewächshauserde, einmal auf einem faulenden Pilz und einmal von einer in Marburg gekauften Reineclaude. Häufigste *Abs.* im Erdboden, etwa 14mal isoliert, davon einmal aus Erde vom Mercedes-Wald auf Teneriffa und einmal aus Buchenwalderde vom Wieter bei Northeim (Muschelkalk).

Sonstiges Vorkommen: In verschiedenen europäischen und außereuropäischen Ländern ziemlich häufig im Waldboden. Siehe Zycha 1935.

Genaue Übereinstimmung mit der Diagnose Hagem's. — Heterothallisch. Zygoten von Hagem (1910) gefunden und beschrieben.

Von meinen 14 Stämmen waren 4 (+)-Mycelien, 7 (–)-Mycelien und 3 zeigten bei mehrfacher Prüfung keine Zygotenbildung. Bei den drei letzteren handelt es sich um folgende Fundorte:

1. E 32 β (u. γ), isol. 4. X. 33, unter Fichte eines Mischbestandes am Teufelsgraben bei Wehrda.

2. E 62, isol. 6. VI. 34, Buchenwald, untermischt, Lollarer Kopf bei Gießen, Basalt.

3. E 73 δ , isol. 12. VII. 34, Wiesenrand mit *Dianthus deltooides*, Amöneburg, Basalt.

3. stimmte im Mycel mit *Abs. cyl.* (+) und (–) überein, dagegen war 2. etwas dunkler und 1. sehr viel dunkler und dichter. Bei den dunkleren Stämmen von *Abs. cyl.* könnte die mangelnde Zygotenbildung vielleicht auf die Zugehörigkeit zu verschiedenen Rassen zurückgeführt werden (vgl. den abweichenden Stamm von *Abs. glauca*!).

37. *Absidia fusca* n. sp. (*fusca* wegen der schwarzbraunen Färbung des Mycels).

Fundorte: E 45 a γ und E 45 b β , isol. 20. I. 34, Kiefernwalderde, Wannkopf. Marburg.

Luftmycel zuerst hellgrau mit leicht violetter Ton, später dunkelbräunlichgrau; Kultur in der Mitte niedriger und dichter, allmählich runzlig, zuerst weißlich, später bräunlich rötlich. Höhe 0,5–1 cm, meist 0,5–0,7 cm; Luft-hyphen mit dem Altern der Kultur stark bläulichgrau bis bräunlichgrau getönt. Ausläufer mehr oder weniger gewölbt, die jüngsten öfters in einem hohen, schmalen Bogen. Manchmal Entstehung von 2–3 Bogen-systemen aus einer Stelle (vgl. Hagem 1908: 45, Fig. 1 bei *Abs. cylindrospora*). Gewöhnlich Abzweigung eines einzelnen neuen Bogens aus dem letzten Teil eines älteren, seltener seitlich aus einem Träger. Rhizoiden nicht häufig. Träger einzeln, zu zweien oder zu mehreren, 4–6, im letzteren Falle fast quirlig angeordnet, sehr häufig mit 1–2 Seitenästen. Die jüngsten Ausläuferenden gewöhnlich mit racemös angeordneten Trägern. Verzweigung und Fruktifikation sehr reichlich. Länge der Träger 40–340 μ , meist 140–180 μ ; Breite 2–8 μ , nach oben wenig verschmälert, Querwand ca. 10–12 μ unterhalb des Sporangiums. Sporangium klein, aufsitzend kugelig, 15–38 μ breit; zuerst durchsichtig weißlich, später undurchsichtig weißlich. Columella sehr flach bis halbkugelig, meist halbkugelig, 4–11 μ hoch, 7,2–18,7 μ breit, mit einem 4–7,2 μ langen Fortsatz, der unten dünn und zerbrechlich und nach oben hin in eine kugelige oder längliche Anschwellung verbreitert ist. Membran zerreißend und zerfließend, einen unregelmäßigen oder keinen Rest an der Columella hinterlassend, etwas inkrustiert. Sporen sehr regelmäßig zylindrisch mit etwas abgerundeten Ecken, etwa 2 μ breit und 3,5 μ lang. Substratmycel mit stark ölhaltigen angeschwollenen Fäden, in seinen Seitenfäden Chlamydosporen mit reichem Ölgehalt. Durchmesser dieser Mycelchlamydosporen 10–16 μ .

Ähnlich *Abs. cylindrospora*, aber von dieser durch die Höhe und Farbe der Kolonie, die oft verzweigten Träger, die zahlreichen Chlamydosporen im Mycel und die etwas kleineren Sporen deutlich unterschieden. Auch keinerlei sexuelle Reaktion

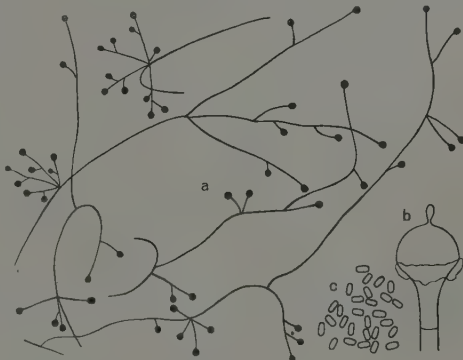


Fig. 13. *Absidia fusca* n. sp. a = Verzweigungs-systeme (ca. 30:1); b = Columella mit Membranrest u. Apophyse (460:1); c = Sporen (460:1).

mit *Abs. cyl.* Lendner (1923) zeigt eine neue *Absidia* mit zylindrischen, 2 zu 3,3–3,5 μ großen Sporen an, die er von Blakeslee als Nr. 618 „Soil *Absidia*“ bekam. Da er nur das (+)-Geschlecht hatte, gab er die genauere Beschreibung nicht. Es mag sein, daß meine Form mit dieser übereinstimmt.

38. *Absidia Lichtheimi* Lendner (Lucet et Costantin) = *Mucor Lichtheimi* Luc. et Cost (1901) = *Lichtheimia corymbifera* Vuillemin (1903). = *Mucor corymbifer* Cohn (1884).

Lit. Lichtheim (Cohn) 1884: 147, Taf. 6–8; Lendner 1908a: 143, Fig. 52; Fischer 1892: 200; Sacc. Syll. 1888, 7, 1: 202; Zycha 1935.



Fig. 14. *Absidia Lichtheimi* Lendner. a–c = Verzweigungssysteme, c = cymös-sympodiale Verz. (30:1); d = Columellaformen (200:1); e = Sporen (460:1).

Fast zur selben Zeit isolierte ich einmal von Heu und einmal von Bananenschalen, welche beiden Substrate ich angefeuchtet in einem Thermostaten von etwa 40° hielt, zwei Pilze, die ich zunächst beide als *Abs. Lichtheimi* bestimmte. Erst später als ich sie nebeneinander auf dasselbe Substrat impfte, merkte ich einen Unterschied: Banane 9 war viel heller, höher und weniger reich an Sporangien als Heu 1.

Bei näherer Nachprüfung merkte ich auch einen Unterschied in der Columella-Form und Sporen-Form. Nachfolgend die Unterschiede in einem Übersichtsschema:

	Farbe des Rasens	Form der Columella	Größe der Columella	Form der Sporen
Heu 1 . . .	zuerst hellgrau, dann bräunlichgrau	meist halbkugelig, ohne Dornen	Br.: 16–54 H.: 10–41	breit oval bis kugelig
Banane 9..	zuerst weißlich, dann hellgrau	meist stumpf kegelförmig mit mehreren kleinen Dornen	Br.: 6–31 H.: 6–25	länglich, nicht kugelig

Lindt (1886) beschrieb *Muc. ramosus* (*Abs. ramosa* Lendner) als neue und *Muc. corymbifer* sehr ähnliche Art. Beide unterscheiden sich nach ihm besonders durch die Größe und Form der Sporen, außerdem durch die Columella-Form und die Farbe des Rasens. Lendner (1908a) bestätigte diese Unterschiede. Fischer (1892) dagegen bestritt die Berechtigung zur Aufstellung von zwei verschiedenen Arten und nannte beide *Muc. corymbifer* Cohn, da auch bei *Muc. corymbifer* längliche Sporen vorkommen. — Meine Stämme stimmen mit keiner Diagnose völlig überein. Nach der Sporenform wäre Heu 1 = *Abs. Lichtheimi*, Banane 9 = *Abs. ramosa*, nach den

übrigen Merkmalen wäre die Zugehörigkeit (nach Lindt z. B.) zum Teil umgekehrt. Es scheint, daß sowohl bei *Abs. Lichtheimi* als bei *Abs. ramosa* eine große Variationsfähigkeit vorhanden ist, vielleicht auch mehrere ähnliche Formen, teils Übergänge, existieren, und daß hierin die verschiedenen Angaben begründet sind. Ich gebe deshalb eine genauere Beschreibung meiner Formen, indem ich Heu 1 als *Abs. Lichtheimi*, Banane 9 als selbständige Art *Abs. gracilis* n. sp. einordne.

Absidia Lichtheimi (38):

Fundort: Heu 1, isol. 29. I. 34, von Heu.

Sonstiges Vorkommen: Siehe bei Zycha 1935.

Wachstum und Sporangienbildung langsam und spärlich bei Zimmertemperatur, rasch und reichlich bei 35–40° C. Substratmycel in 4–10 μ breiten Fäden, stark verästelt. Ausbreitung der Kultur bald durch Lufthyphen gefördert, die sich ausläuferartig über den Rasen strecken und beim Berühren des Substrats Mycelfäden austreiben. Bei Bluttemperatur nach etwa 12 Stunden Luftmycel- und dann sehr bald Sporangienbildung. Verzweigung reichlich, sehr unregelmäßig, absidiaartige bogige Ausläufer nur wenig deutlich. Sporangienträger entweder einzeln oder zu zweien auf den Bogen eines Ausläufers oder als bogig gekrümmter Seitenast eines Sporangienträgers, wieder einen Seitenast mit Sporangien in gleicher Weise abgebend (Verzweigung cymös-sympodial) oder in endständigen Bündeln an einem Ausläufer (Fig. 14 b). Meist sind alle diese Verzweigungsarten vereinigt, so daß das Bild einer reich verzweigten (teils cymösen, teils racemösen) Dolde vorherrscht (Fig. 14 a). Höhe des Rasens etwa 1 cm, zuerst weißlich-graugelblich, später bräunlichgrau. Farbe der Sporangien zuerst weiß, dann graugelblich bis schwärzlich. Träger gewöhnlich ohne Querwand, 4–22 μ breit und bis ca. 200 μ lang. Sporangien birnförmig, 40–60 μ breit, bei der Reife stark aufquellend. Endständige Sporangien meist größer, ihre Träger und Columellen entsprechend kräftiger als die ihrer Seitenäste. Columellen selten, und dann nur die kleinen, mit Ausstülpungen, meist ganz glatt, flach bis stark halbkugelig vorgewölbt, 16,3–54 μ breit und 10,5–41 μ hoch; mehr oder weniger graubräunlich getönt, dieselbe Tönung im Träger und, am stärksten, in der Apophyse. Membranreste an der Ansatzstelle der Columella mehr oder weniger deutlich. Sporen glatt, fast kugelig oder (meist) breit oval; 4 μ Durchmesser oder 2–3mal 3–4 μ . Chlamydosporen und Zygoten nicht beobachtet.

Meine Beobachtungen sind von folgenden Angaben über *Abs. Lichtheimi* abweichend:

Lendner 1908a: Kultur weiß, Sporangien farblos, Columella 10–20 μ , Sporen seltener oval, meist kugelig oder fast kugelig.

Lendner 1926: Columella 10–30 μ (im Vergleich mit *Abs. Butleri*).

Lichtheim 1884: Sporangien in der Reife farblos.

Lindt 1886: Vorwiegen der abgestutzt kugelförmigen Gestalt der Columella im Gegensatz zu den abgerundeten von *Muc. ramosus* („beide Columellen können allerdings gleich geformt sein“).

Fischer 1892: Columella 10–20 μ .

39. *Absidia gracilis* n. sp. (*gracilis* wegen der Zierlichkeit).

Fundort: 8. II. 34, auf Bananenschalen.

Langsames Wachstum und Sporangienbildung bei Zimmertemperatur, gutes und schnelles Wachstum bei 35–40°. Sporangienbildung weniger üppig als bei *Abs. Lichtheimi*. Ausbreitung des Luftmycels in langen, niederliegenden, verzweigten

Hyphen, bogiger Verlauf noch weniger deutlich als bei *Abs. Lichtheimi*. Verzweigung der Sporangien tragenden Hyphen traubig oder traubig-doldig. Dolden weniger gut ausgeprägt und weniger häufig als bei *Abs. Lichtheimi*. Dagegen traubige Verzweigung typisch, Ausbildung entsprechend der Beschreibung von *Abs. Blakesleeana* Lendner: „Unterhalb eines endständigen größeren Sporangiums entstehen seitlich mehrere kleine zartere Träger mit kleineren Köpfen und Columellen.“ Träger meist ohne Querwände, 2–9 μ breit, 40 bis mehrere 100 μ lang. Sporangien mit Apophyse birnförmig, 15–50 μ breit. Membran dünn, mit durchscheinenden Sporen, sehr fein inkrustiert, zerfließend. Kultur 1–1,5 cm hoch, zuerst weißlich, dann hellgrau; Columellen, Apophyse und Träger grau getönt, Tönung am stärksten in und unterhalb der Apophyse. Columella 6 bis ca. 31 μ breit, 6 bis ca. 25 μ hoch; die großen Columellen halbkugelig vorgewölbt und ganz glatt, die kleinen vorwiegend länglich, unregelmäßig kegelstumpfförmig mit einer bis mehreren, oft sehr unregelmäßigen, dornen- oder warzenartigen Vorstülpungen. Sporen länglich, oval, 2–3 zu 3–4,5 μ . Chlamydosporen und Zygoten nicht beobachtet.

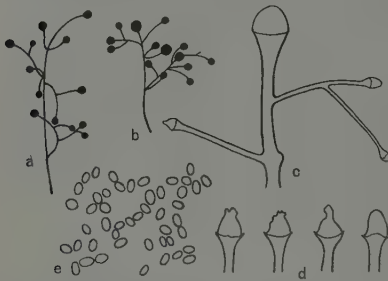


Fig. 15. *Absidia gracilis* n. sp. a u. b = Verzweigungssysteme (ca. 30:1); c = Ende einer racemösen Verz. (200:1); d = Formen der klein. Columellen (460:1); e = Sporen (460:1).

Ähnlich: 1. *Abs. Lichtheimi* in der doldenartigen Verzweigung, den Maßen der Sporen, zum Teil der Columellen und der Sporangien, ähnlich auch in der Verfärbung der Hyphen und Columellen und im thermophilen Wachstum; nach Lindt: in der Columellaform.

2. *Abs. Blakesleeana* Lendner in der traubigen Verzweigungsart und den Columellaformen.

3. *Abs. ramosa* Lendner nach Lindt in Sporenform und Sporengröße, nach Lendner und Lichtheim in der Farbe der Kultur.

Abweichend: 1. Von *Abs. Lichtheimi* in Sporenform, Verzweigung und den kleineren Maßen.

2. Von *Abs. Blakesleeana* in den nicht runden und nicht so großen Sporen, in der höheren und helleren Kolonie und in den größeren Maßen (ausgenommen die Sporen).

3. Von *Abs. ramosa* durch die vielfach mit Ausstülpungen versehenen Columellen und gegenüber Lendner in den größeren Sporangien und Columellen.

Diese Angaben enthalten nur einige Punkte der Ähnlichkeit und der Abweichung. Sie werden genügen, um verständlich zu machen, daß ich meine Form keiner der ähnlichen Arten einordnen kann. Die Frage, ob eine sehr ausgeprägte Varietät von *Abs. ramosa* oder *Abs. Lichtheimi* vorliegt, wird sich erst nach der Auffindung der Zygoten klären.

Gattung *Sporodinia*.

40. *Sporodinia grandis* Link.

Lit. Link 1824: 94; Fischer 1892: 224, Fig. 38; Sacc. Syll. 1888, 7, 1: 207; Zycha 1935.

Fundorte: Von Prof. Claußen häufig im Herbst auf Hutpilzen in der Umgebung Marburgs gefunden, Lahnberge, Wannkopf, Rimberg usw. — Von mir selbst nicht beobachtet.

Sonstiges Vorkommen: Siehe Zycha 1935.

Homothallisch.

Gattung *Pilaira*.

41. *Pilaira anomala* (Cesati) Schröter.

Lit. Cesati 1851: 1542; Schröter 1886: 211; Fischer 1892: 255; Sacc. Syll. 1888, 7, 1: 188; Zycha 1935, Fig. 67 u. 68.

Fundorte: Verschiedentlich auf Mist (Pferdemist und mehrmals auf Rehmist).

Sonstiges Vorkommen: Mistbewohner, wohl überall verbreitet. Siehe Zycha 1935.

Übereinstimmend mit Fischer (1892). — Auf Bw.ag. gut zu kultivieren.

Zygoten von van Tieghem (1875) und Brefeld (1881) gefunden; vgl. Blakeslee (1904: 238).

Gattung *Pilobolus*.

42. *Pilobolus crystallinus* (Wiggers) Tode.

Lit. Tode 1784: 96; Fischer 1892: 260, Fig. 45c; Krafczyk 1931: 141; Sacc. Syll. 1888, 7, 1: 185; Zycha 1935.

Fundorte: Fast auf jedem Mist, besonders auf Pferdemist.

Sonstiges Vorkommen: Typischer Mistbewohner, häufig, in verschiedenen europäischen Ländern. Siehe Zycha 1935.

Gute Übereinstimmung mit Fischers Beschreibung. — Auf Bw.ag. nicht zu kultivieren. Auf Pferdemistdecoct-Agar bildete *Pilobolus* nur kleine, kümmerliche Mycelien. Bei Zusatz von Na_2CO_3 gelang es mir, den Mistdecoct zu verbessern und darauf *Pilob. cryst.* zur Sporangienbildung zu bringen, und zwar bei Zusatz von 0,13 bis 0,25% kristallisiertem Na_2CO_3 (+ 10 H_2O). Allerdings war dieses Substrat immer noch ungünstig, so daß ich vorläufig darauf verzichtete, *Pilobolus* für Zygotenversuche zu kultivieren.

Heterothallisch. Zygotenentwicklung von Krafczyk (1931) beschrieben.

43. *Pilobolus Kleinii* van Tieghem.

Lit. van Tieghem 1876: 337, Taf. 10, Fig. 6–10; Fischer 1892: 262, Fig. 45 a u. b; Sacc. Syll. 1888, 7, 1: 185; Zycha 1935.

Fundort: M 24, isol. Nov. 1934, Rehmist vom Annablick bei Marburg.

Sonstiges Vorkommen: Etwa wie *Pil. crystallinus*. Siehe Zycha 1935.

Gute Übereinstimmung mit Fischers Beschreibung. — Wahrscheinlich heterothallisch, Zygoten von Thaxter gefunden; vgl. Blakeslee (1904: 239).

Familie *Thamnidaceae*:

Gattung *Thamnidium*.

44. *Thamnidium elegans* Link.

Lit. Link 1809: 21, Taf. 2; Fischer 1892: 241, Fig. 41; Sacc. Syll. 1888, 7, 1: 211.

Fundorte: Cl 1, isol. 9. XI. 21, aus der Luft, Marburg, Bot. Institut; Cl 3, isol. Dez. 1929, von Ziegenmist aus Gisselberg bei Marburg; Inf., isol. 9. V. 34, Infektion im Labor. Marburg; M 25, isol. Jan. 1935 von Hunde- oder Fuchskot, Hann.-Münden.

Sonstiges Vorkommen: Vor allem mistliebend, selten aus Erde, häufig als Infektion aus der Luft auf verschiedenen organischen Substanzen. Anscheinend überall, ziemlich häufig. Siehe Zycha 1935.

Gute Übereinstimmung mit Fischers Beschreibung.

Zygoten von Bainier (1884) gefunden.

Gattung *Chaetocladium*.

45. *Chaetocladium Brefeldii* van Tieghem et Le Monnier.

Lit. van Tieghem et Le Monnier 1873: 342, Taf. 23; Fischer 1892: 286, Fig. 47; Sacc. Syll. 1888, 7, 1: 220; Zycha 1935.

Fundort: Mehrmals auf Pferdemist zwischen *Mucor*-Arten, besonders mit (und auf) *Muc. Mucedo*.

Sonstiges Vorkommen: Mistliebend. Siehe Zycha 1935.

Übereinstimmung mit Fischers Angaben. Eine Abweichung zeigen nur die Sporenmaße. Sie variierten zwischen ca. 3 und ca. 7 μ , ganz gleich, ob ich denselben Stamm auf Bw.ag. allein oder auf *Muc. Mucedo* (auf Bw.ag.) parasitisch kultivierte. Ausführlichere Versuche habe ich nicht angestellt. Ob sich die var. *macrospora* (Sporen 4,5–6,5 μ) halten läßt, kann ich nicht entscheiden. — Heterothallisch. Siehe Zycha 1935.

Gattung *Dicranophora*.

46. *Dicranophora fulva* Schröter.

Lit. Schröter 1886: 185; Zycha 1935.

Fundort: Auf einem *Boletus* im Herbst 1923 von Claußen, Burkert und Mäckel gefunden, Hinkelbach bei Marburg.

Sonstiges Vorkommen: Selten. Siehe Zycha 1935.

Homothallisch.

Familie *Cephalidaceae*:

Gattung *Piptocephalis*.

47. *Piptocephalis corymbifera* Vuill.

Lit. Vuillemin 1887: 111; Fischer 1892: 293; Sacc. Syll. 1891, 9: 338.

Fundort: M 1, isol. 9. X. 33, von Pferdemist, Marburg, in der Nähe der Abdeckerei, zusammen mit *Muc. Mucedo* und *Chaetocl. Bref.*

Sonstiges Vorkommen: Auf Pferdemist, Frankreich.

Zygoten unbekannt.

Gattung *Syncephalastrum*.

48. *Syncephalastrum nigricans* Vuill.

Lit. Vuillemin 1887: 34 u. 1902: 23, Taf. 3; Fischer 1892: 309; Sacc. Syll. 1895: 242.

Fundorte: E 2, isol. 6. IV. 33, Erde von tropischen (?) Moosen; E 4 (zweimal) isol. 26. V. 33, Erde von Madeira; E 11 b β , isol. 22. VI. 33 und E 33 α , isol. 6. X. 33, Erde vom Teufelsgraben, Wehrda; Inf. 1, isol. 12. III. 34, als Infektion im Labor., desgl. Inf. 2, isol. 7. IX. 34.

Sonstiges Vorkommen: Von Vuillemin auf Gelatineplatten im Labor, Paris (?).

Alle Stämme mit den Beschreibungen Vuillemins und Fischers gut übereinstimmend, abweichend nur die Länge der Conidienketten: 16–50 μ lang (Vuill.: 15–30 μ), und Anzahl der Conidien: oft 9 (Vuill.: meist 5–6). Der Stamm Inf. 2

ist etwas unterschiedlich von den übrigen durch die hellere Farbe, die weniger reichen Verzweigungen und die öfters längeren Seitenäste. Es scheint sich bei dieser Form nur um eine Rasse zu handeln.

Zygoten wurden 1922 von Vuillemin bei *S. racemosum* gefunden, welche Art nach Zycha = *S. nigricans* ist. Siehe Zycha 1935.

 Familie *Mortierellaceae*:

 Gattung *Mortierella*.

Kolonie sehr niedrig, 1–3 mm, samtig, meist farbig, Sporen ca. 2,5 μ .	Rasen weißgrau bis grau- schwarz, Sporen unregelmäßig kuglig.	→ 49. <i>M. isabellina</i>
Rasen rötlich, seltener weiß, Sporen deutlich polyedrisch.	Nur gestielte Stylosporen.	→ 50. <i>M. vinacea</i>
Träger (bzw. Stylosporen- träger) klein, 40 – 200 μ , von langen Lufttypen etwa rechtwinklig ab- zweigend.	Nur Sporang.-Träger.	Träger 40 – 80 μ . → 51. <i>M. humilis</i>
		Träger 80 – 200 μ . → 52. <i>M. zonata</i>
		Träger unverzweigt; einsporig. → 53. <i>M. monospora</i>
		Träger undeutlich verzweigt, büsche- lig, traubig; ca. 1 – 10 Sporen. → 54. <i>M. Marburgensis</i>
		Träger cymös, Spo- rang.; mit bis ca. 20 Sporen. → 55. <i>M. minutissima</i>
Verzweigung deutlich cymös.	Verzweigung deutlich cymös.	Sporen länglich. → 56. <i>M. Bainieri</i>
		Sporen kugelig bis wenig länglich. → 57. <i>M. hygrophila</i>
Kolonie wattig, weiß, meist höher, Sporen meist größer.	Verzweigung racemös bis kandelaberartig.	→ 58. <i>M. spinosa</i>
		Verzweigung racemös bis monopodial. → 59. <i>M. raphani</i>
	Verzweigung dichotom, seltener einfach.	→ 60. <i>M. dichotoma</i>

 49. *Mortierella isabellina* Oud.

Lit. Oudemans u. Koning 1902: 11, Taf. 1; Dauphin 1908: 27, Fig. 25; Sacc. Syll. 1905, 17: 506.

Fundorte: E 18c, isol. 30. VII. 33, Lärchenbestand bei Wehrda; E 20, isol. 17. IX. 33, Dammelsberg, Mischbestand, Marburg; E 33 β , isol. 9. X. 33, Erde unter Buche, Teufelsgraben bei Wehrda; E 45a β (u. δ), isol. 25. I. 34, Kiefernwalderde, Wannkopf, Marburg; Muc. 109 Cl., isol. 17. III. 29, Walderde, Lahnberge, Marburg.

Außerdem mehrmals in anderen Erdböden, in denen meist auch *Muc. Ramannianus* auftrat.

Sonstiges Vorkommen: Siehe Zycha 1935.

Gut übereinstimmend mit Dauphins Beschreibung. Dixon-Stewart (1932) stellte eine var. *ramifica* auf. Nach ihren Untersuchungen wechselt allerdings das Maß der Verzweigung je nach dem Nährboden. Ich stellte bei meinen Stämmen Varietäten sowohl in bezug auf die Farbe als auch auf die Ausbildung der Columella und die Häufigkeit der Verzweigung fest; bei diesen Untersuchungen war der Nährboden konstant. Die Kulturen waren ausgepflegt am 5. XII. 34 und beobachtet vom 9. bis 21. XII. 1934:

Stämme	Rasenfarbe	Verzweigung	Columella
E 18 c	zuerst hell bis mittelgrau, etwas rosa, später mittel- bis dunkelgrau	mehrfach bis besenartig	deutlich
E 20	schwärzlichgrau, später in der Mitte hellgrau-weißlich	mehrfach	deutlich
E 33 β	hellgrau mit etwas rosa Ton	wie E 18 c	deutlich
E 45 a β	hellgrau, in der Mitte später höher und weiß	kaum verzweigt	nur Vorwölbung
E 45 a δ	wie E 20	wie E 45 a β	wie E 45 a β
E 109	gräulichweiß, leichter rosa Ton	bis besenartig verzweigt	besonders deutlich

Nach diesen Beobachtungen halte ich die Aufstellung der verzweigten Form als einer besonderen Varietät für nicht berechtigt. Es scheint, daß infolge der Variationsfähigkeit von *Mort. isabellina* alle Übergänge von der typischen unverzweigten Form Oudemans zur var. *ramifica* Dixon möglich sind. Außerdem zeigen die Übergänge in der Farbe, daß auch die Aufstellung von Farbvarietäten kaum berechtigt ist. Gleichzeitig geben die verschiedenen Rassen dieses Pilzes eine Überleitung zu *Muc. Ramannianus* Moeller, also den Mucoraceen. vgl. Fig. 1.

Zygoten unbekannt.

50. *Mortierella vinacea* Dixon-St.

Lit. Dixon-Stewart 1932, Fig. 5.

Fundorte: Muc. 108 Cl., isol. 14. III. 29, aus Erde, Lahnbergwald, Marburg; E 77 δ , isol. Juli 1934, unter *Platyserium bifurcatum*, Gewächshaus Bot. Garten, Marburg.

Sonstiges Vorkommen: Selten, in Erde. Zycha 1935.

Gute Übereinstimmung mit der Originaldiagnose; bei Muc. 108 Cl. variiert die Farbe zwischen weiß und rötlich, während E 77 δ_3 immer rotbraun ist. Dixon-Stewart bemerkt, daß die rötliche Farbe auf verschiedenen Nährböden verschieden kräftig sei, auf Glukose-Pepton-Agar am tiefsten. Es mag sein, daß längeres Kultivieren auf Bw.ag. einen Einfluß auf den Farbton hatte. — Anscheinend ziemlich widerstandsfähig: 34 Monate alte Bw.ag.-Röhrenkultur noch lebend. Durch die stark eckigen und größeren Sporen, das Fehlen des Kragens und durch die Farbe deutlich von *Mort. isabellina* unterschieden.

Zygoten unbekannt.

51. *Mortierella humilis* n. sp. (*humilis* wegen der geringen Höhe der Stylosporenträger).

Fundorte: E 62 α (β u. γ), isol. 6. VI. 34, Buchenwald untermischt, Lollarer Kopf bei Gießen, Basalt; E 63 γ , isol. 5. VI. 34 Erde von dichtem Fichtenbestand, Damm bei Marburg; E 65, isol. 6. VI. 34, Eichenbestand, Damm bei Marburg; E 83, isol. 29. IX. 34, Komposterde, Sanatorium Sonnenblick bei Marburg.

Substratmycel typisch mortierellenartig, in kleinen, lappigen Teilen sich rosettig ausbreitend. Luftmycel weiß, wattig, mit mortierellenartigem Geruch, langsam eine Höhe von 0,5 cm erreichend. Von den niederliegenden anastomosierenden Lufthyphen etwa rechtwinklig Stylosporenträger abzweigend. Stylosporenträger einfach oder verzweigt, auch fast bündelartig zu mehreren an einer Stelle. Verzweigung unregelmäßig, cymös oder traubig. Länge der Träger 46–80 μ , Breite von 2–4 μ an der Basis auf ca. 1 μ unterhalb der Stylospore abnehmend. Alle Äste mit Stylosporen endend. Luftmycel zart und leicht zusammensinkend, ausgenommen die Stellen an der Basis der Stylosporenträger. Stylospore kugelig mit sehr fein bestachelter Membran, 8–15 μ im Durchmesser, bei Abfallen glattes oder leicht eingedelltes Trägerende hinterlassend. Sporangien, Chlamydosporen und Zygoten nicht beobachtet.

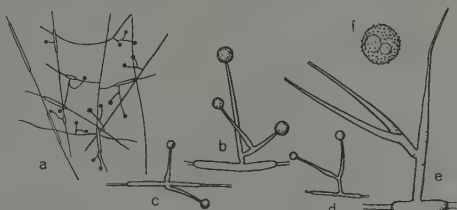


Fig. 16. *Mortierella humilis* n. sp. a = Ausschnitt aus d. Luftmycel mit gestielten Stylosporen (ca. 42:1); b = verzweigter Stylosporenträger (200:1); c u. d = Stylosporenträger (140:1); e = Stylosporenträger nach dem Abfallen der Stylospore (460:1); f = Stylospore (460:1).

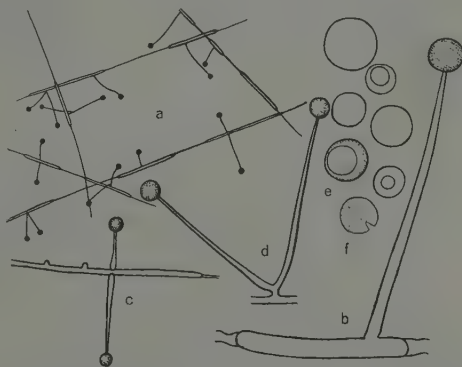


Fig. 17. *Mortierella zonata* n. sp. a = Ausschnitt aus d. Luftmycel mit gestielten Stylosporen (ca. 42:1); b, c u. d = Stylosporenträger, b (460:1), c u. d (140:1); e = Stylosporen, f = Stylosporenmembran (460:1).

Dixon-Stewart (1932) beschreibt eine *Mort. stylospora*, von der auch keine Sporangien bekannt sind. Da ihre Art unverzweigte Stylosporenträger und Stylosporen mit dicker, netziger Membran (auf Czapek-Nährboden) hat, halte ich sie für eine andere als meine.

52. *Mortierella zonata* n. sp. (*zonata* wegen des gezonten Substratmycels).

Fundort: P 3 γ , isol. 31. VIII. 34, von *Gomphidius glutinosus*, Kirchspitze, Marburg.

Substratmycel typisch mortierellenartig, in konzentrischen, stellenweise in Lappen aufgeteilten Zonen. Luftmycel weiß, wattig, mit schwach mortierellenartigem Geruch. Höhe etwa 1 cm. Von langen, niederliegenden, anastomosierenden Lufthyphen etwa rechthöckig Stylosporenträger entstehend. Träger 80–200 μ lang, Breite von 5–6 μ (extrem 10 μ) auf 1–2 μ zur Stylospore hin abnehmend, unverzweigt oder auch nahe der Basis einen längeren Seitenast abgebend. Häufig gegenständige oder benachbarte Entstehung der Träger. Stylosporen mit sehr fein bestachelter Membran (Bestachelung erst deutlich im entleerten Zustand erkennbar), kugelig, 10–25 μ Durchmesser, mit oder ohne Ölkugeln. Weiteres unbekannt. Sporangienbildung auch nicht auf Ameiseneier-Wasserkulturen beobachtet. Große Ähnlichkeit mit *Mort. humilis*, aber in vielen Punkten abweichend. Schon bei der Sporenkeimung Unterschied insofern, als die Keimfäden dieser Form sich nicht viel gabelten. Weiterhin abweichend im Substratmycel-Wachstum, in Größe und Verzweigung der Stylosporenträger und Größe der Stylosporen. Von *Mort. stylospora* Dixon auch so verschieden (vgl. bei *Mort. humilis*), daß ich diese Form als selbständige Art vorläufig aufführe.

53. *Mortierella monospora* n. sp. (*monospora* wegen der Einsporigkeit der Sporangien).

Fundorte: E 70 a δ , isol. 1. VII. 34, Haferacker, Muschelkalk, Allendorf a. d. Landsburg; E 80 a (u. s), isol. 8. IX. 34, unter *Clitoria Ternata*, Viktoria regia-Haus, Bot. Garten, Marburg; E 83 s, isol. 29. IX. 34, Komposterde vom Sanatorium Sonnenblick bei Marburg.

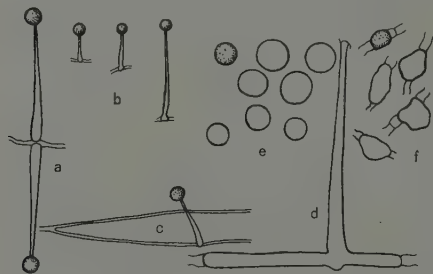


Fig. 18. *Mortierella monospora* n. sp. a–c = Sporangienträger (200:1); d = entleerter Sporangienträger, e = Sporen, f = Chlamydosporen (460:1).

Substratmycel typisch mortierellenartig, sich ausbreitend in konzentrischen, ca. 1 cm breiten Zonen, die stellenweise in Lappen aufgeteilt sein können. Luftmycel weiß, dicht, wattig, bis 1,5 cm hoch, mit schwach mortierellenartigem Geruch. Die spärlichen unverzweigten, sehr kleinen Träger in dem dichten Hyphengewirr schwer

sichtbar. Träger senkrecht auf Lufthyphen, manchmal in gegenständiger Stellung. Länge der Träger 40–95 μ , Breite von 2–5,5 μ an der Basis auf 0,2–2 μ unterhalb des Sporangiums abnehmend. Sporangium mit glatter, zerfließender Membran und nur einer kugeligen farblosen Spore von 9–18 μ Durchmesser. Zerfließende Membran hinterläßt an dem etwas vorgewölbten Trägerende einen kleinen,

meist gut sichtbaren, etwas nach unten gebogenen Kragen. Hyphen leicht zusammenschrumpfend bis auf die Stellen, aus denen Träger entstanden. Chlamydosporen zahlreich im Luftmycel, unregelmäßig geformt, etwa so groß wie die Spore.

Große Ähnlichkeit mit der Gatt. *Haplosporangium* Thaxter (1914: 362, Taf. 29). Indessen sind die Lufthyphen nicht in der für *Haplosporangium* typischen Weise septiert, und die Träger zeigen nicht die starke Verjüngung bzw. basale Anschwellung.

54. *Mortierella Marburgensis* n. sp. (*Marburgensis* nach dem Fundort).

Fundort: E 44 b β , isol. 28. XI. 33, Fichtenwald, Wichtelhäuser bei Marburg; E 45 b α , isol. 10. I. 34, Kiefernwalderde, Wannkopf, beim Marienhäuschen, Marburg, mehrmals.

Substratmycel typisch mortierellenartig, durch kleine, lappige Teilabschnitte sehr schön rosettig (Fig. 19). Luftmycel weiß, mit schwachem, mortierellenartigem Geruch, spärlich, 1–2 mm hoch. An langen, niederliegenden, anastomosierenden Lufthyphen in verschiedenen großen Abständen einzeln oder bündelartig entstehende,

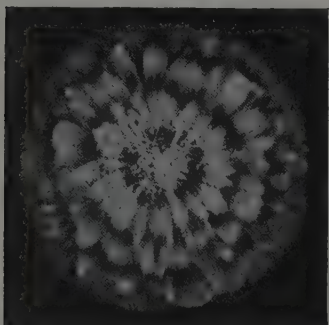


Fig. 19. *Mortierella Marburgensis* n. sp. Substratmycel (Bw. ag.) etwa 1 Woche alt (ca. 0,6:1).

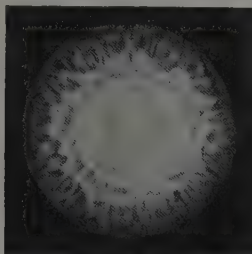


Fig. 20. *Mortierella minutissima* van Tieghem. Substratmycel (Bw. ag.), etwa 1 Woche alt (0,6:1).

sehr kleine Träger. Lufthyphen an der Entstehungsstelle der Träger etwas dicker, teils durch Aufblähung, teils durch Zusammenschrumpfen der übrigen Hyph. Träger von 3,6–6 auf 1–1,2 μ zum Sporangium hin verschmälert, 30–180 μ , meist 60–80 μ , lang. Verzweigung unregelmäßig traubig, etwa 3–5 kürzere Seitenäste, diese häufig quirlig angeordnet, gewöhnlich im unteren Teil des Hauptsporangiums abzweigend. Träger ohne Querwände. Sporangien farblos mit nur wenigen (häufig nur einer) Sporen, so daß der Umriß des Sporangiums durch die Umrisse der Sporen gegeben ist; Sporangium ca. 10–12 μ im Durchmesser. Membran zerfließend, glatt. Kragen mit ca. 1400facher Vergrößerung gerade noch sichtbar. Sporen kugelig oder wenig länglich, 6,3–11, meist 9 μ im Durchmesser. Chlamydosporen und Zygoten nicht beobachtet.

55. *Mortierella minutissima* van Tieghem.

Lit. van Tieghem 1876: 385, Taf. 13; Fischer 1892: 279; Dauphin 1908: 21, Fig. 17; Sacc. Syll. 1888, 7, 1: 223.

Fundorte: E 70 a β , isol. 1. VII. 34, Kalkacker, Allendorf a. d. Landsburg; E 77 δ_2 , isol. 24. VIII. 34, Gewächshauserde, unter *Platyserium bifurcatum*, Bot. Garten, Marburg; E 83 γ , isol. 29. IX. 34, Komposterde, Sonnenblick bei Marburg.

Sonstiges Vorkommen: Auf *Daedalea*, im Laboratorium van Tieghems.

Substratmycel typisch mortierellenartig, in sehr kleine spitze Lappen röseltig aufgeteilt, bald z. T. runzlig. Luftmycel immer weiß, mortierellenartig riechend, 1–5 mm hoch. Sporangienträger sehr zart und klein, an den niederliegenden Lufthyphen ohne Rhizoiden entstehend, zuerst unverzweigt, später mit 1 oder 2, meist kürzeren Seitenästen; Länge 60–160 μ , manchmal bis über 200 μ ; Breite von etwa 6 μ an der Basis auf etwa 1–2 μ unterhalb des Sporangiums verschmälert. Sporangien kugelig, 10–14 μ im Durchmesser, wenig oder auch ca. 20 Sporen enthaltend. Sporen kugelig, vereinzelt etwas länglich, mit oder ohne Ölkugeln. Größe etwas variierend, 4–12 μ . Chlamydosporen und Zygoten unbekannt.

Meine Stämme stimmten nicht genau überein; bei E 77 δ , blieb das Luftmycel sehr spärlich und das Substratmycel dünner und ungerunzelt, E 83 γ hatte manchmal

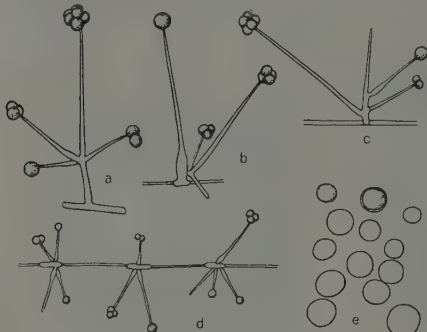


Fig. 21. *Mortierella Marbur gensis* n. sp. a–c = verzweigte Sporangienträger (200:1); d = Teil eines Luftmycelfadens mit Sporangienträgern (140:1); e = Sporen (460:1).

etwas längere Träger, dagegen meist nur 4–6 μ große Sporen. Es scheint, daß bei dieser Art eine ziemlich große Variationsfähigkeit vorliegt, während die mir wesentlich erscheinenden Merkmale: das sehr klein-spitzlappige Substratmycel und die zarten, kaum verzweigten Träger immer vorhanden und für ihre Zugehörigkeit bestimmend sind.

56. *Mortierella Bainieri* Cost. = *Mort. candelabrum* Bainier.

Lit. Bainier 1883: 88, Taf. 5; Costantin 1888: 150; Dauphin 1908: 24; Fig. 9 u. 20; Lendner 1908: 154, Fig. 56; Sacc. Syll. 1891, 9: 335; Zycha 1935.

Fundorte: P 1 β , isol. 19. X. 33, von *Amanita muscaria*, Lahnberge, Marburg; P 5, isol. 18. IX. 34, von einem Blätterpilz, Wannkopf, Marburg; E 65 ϵ , isol. 11. VI. 34, Fichtenbestand bei Damm; E 69 α , isol. 1. VII. 34, Kahler Astenberg, unter Buchen mit *Polytrichum formosum* und *Luzula albida*, Schiefer.

Sonstiges Vorkommen: Nicht selten, meist auf *Agariaceae*. Zycha 1935.

Gute Übereinstimmung mit Dauphin u. a. Typische Form. Substratmycel in konzentrischen, nicht sehr ausgeprägten Zonen. Luftmycel weiß, locker, wattig, bis ca. 1 cm Höhe, Geruch stark mortierellenartig. Die ersten Sporangien an dünnen, dichotomen Lufthyphen, etwas später, meist in der Mitte der Kultur, die cymös verzweigten, bis 20 μ an der Basis breiten und 1 mm langen Träger. — Zygoten unbekannt.

57. *Mortierella hygrophila* n. sp. (*hygrophila* wegen des Vorkommens auf in Wasser liegenden organischen Stoffen).

Fundorte: In Fichtenwalderde, Erde von Kahlschlägen (Heidelbeere und *Aira flexuosa*), Gartenerde, Komposterde und einmal von einem Blätterpilz. Auch in Wasserpilzkulturen sich einstellend. Häufig gefunden, etwa 12 mal isoliert, Marburg und bei Mollseifen.

Substratmycel in 1–1,5 cm breiten Zonen, die mehr oder weniger deutlich voneinander abgegrenzt sind und auch in größere Lappen aufgeteilt sein können, später manchmal runzlig. Luftmycel bis 1,5 cm hoch, immer weiß, wattig, manchmal durch reich verzweigte Träger deutlich flockig oder auch sehr dicht und gleichmäßig. Auf Wasser niedrig. Geruch sehr stark mortierellenartig. Luftmycel niederliegend, durcheinanderwachsend, mit vereinzelt Rhizoiden, besonders an den Enden dichotomer Äste. Träger meist ohne Rhizoiden aus den ausläuferartigen Luft-hyphen entstehend. Verzweigung der Sporangienträger deutlich cymös-sympodial, manchmal mit Querwänden, Äste in einem Winkel von 45° aufsteigend. Zahl der Seitenäste bis annähernd 20, besonders reich verzweigt auf Wasser, auf Bw.ag. durchschnittlich 5–7 Äste, alle mit Sporangien abschließend. Länge der Träger schwankend, bis 1 mm lang, meist 200–400 μ lang; in alten Kulturen auch sehr klein, dünn und hinfällig; Breite von 5,4–6,4 μ auf 1,8–3,5 μ abnehmend. Statt Columella nur leichte Vorwölbung vorhanden; Membran zerfließend, einen deutlichen kleinen Kragen hinterlassend. Sporen unregelmäßig kugelig oder etwas länglich, mit oder ohne zentrale Ölkugel, 8–25 μ im Durchmesser, meist ca. 16 μ (bei einzelnen Rassen ist der Durchschnitt etwas verschieden, auch öfters 8–10 μ); in Wasserkulturen gewöhnlich etwas größer. In alten Kulturen unregelmäßig länglich geformte Chlamydosporen im Luftmycel. — Zygoten unbekannt.

Ähnlich *Mort. Bainieri*, abweichend besonders durch die Sporenform. Auch ähnlich *Mort. rhizogena* Daszewska (1912), abweichend durch die Verzweigung und das Fehlen der blasigen Rhizoiden. *Mort. candelabrum* var. *minor* Grove (1885) ist zu ungenau beschrieben, um eine Übereinstimmung festzustellen. Die von Grove abgebildete Verzweigung (vgl. Dauphin 1908: 16, Fig. 10) läßt nicht erkennen, ob sie wie bei *Mort. candelabrum* oder wie bei dieser Form entsteht. Die Sporen sind als 10–12 μ groß angegeben, was für die Artzugehörigkeit nicht allein entscheidend sein kann, da die Sporenmaße bei Mortierellen schwanken und diese Größe häufiger vorkommt. Mit *Mort. candelabrum* van Tiegh. et Le M. ist auch eine starke Ähnlichkeit vorhanden, und

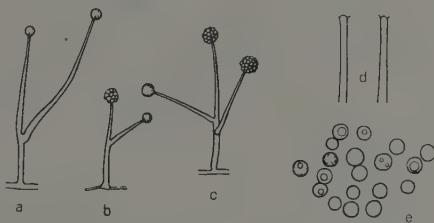


Fig. 22. *Mortierella minutissima* van Tieghem. a–c = Sporangienträger, a u. b (200:1), c (140:1); d = Trägerenden; e = Sporen (beide 460:1).

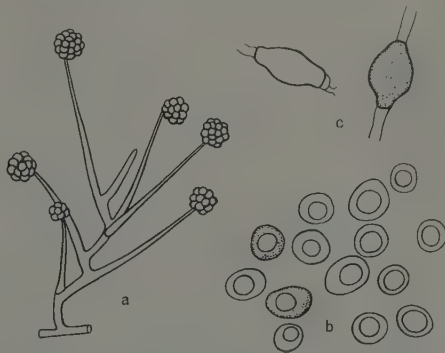


Fig. 23. *Mortierella hygrophila* n. sp. a = cymös verzweigter Sporangienträger (140:1); b = Sporen; c = Chlamydosporen (460:1).

Ähnlich *Mort. Bainieri*, abweichend besonders durch die Sporenform. Auch ähnlich *Mort. rhizogena* Daszewska (1912), abweichend durch die Verzweigung und das Fehlen der blasigen Rhizoiden. *Mort. candelabrum* var. *minor* Grove (1885) ist zu ungenau beschrieben, um eine Übereinstimmung festzustellen. Die von Grove abgebildete Verzweigung (vgl. Dauphin 1908: 16, Fig. 10) läßt nicht erkennen, ob sie wie bei *Mort. candelabrum* oder wie bei dieser Form entsteht. Die Sporen sind als 10–12 μ groß angegeben, was für die Artzugehörigkeit nicht allein entscheidend sein kann, da die Sporenmaße bei Mortierellen schwanken und diese Größe häufiger vorkommt. Mit *Mort. candelabrum* van Tiegh. et Le M. ist auch eine starke Ähnlichkeit vorhanden, und

ich nehme an, daß diese beiden Arten schon öfter verwechselt wurden, vor allem, weil auch die Äste meiner Form manchmal bogig aufsteigen. Dagegen ist *Mort. candelabrum* in folgenden Punkten abweichend: Das Mycel wächst in schmaleren, ca. 0,6 cm breiten Zonen; die Verzweigung ist ausgesprochener kandelaberartig und gleichmäßiger (vgl. die Abbildungen bei van Tieghem et Le Monnier); die Sporen sind kleiner und regelmäßiger.

58. *Mortierella spinosa* n. sp. (*spinosa* wegen der manchmal dornigen columellaartigen Vorwölbung).

Fundorte: E 62 β (u. γ), isol. 5. VI. 34, aus Walderde, Buchen untermischt. Basalt, Lollarer Kopf bei Gießen.

Ausbreitung auf dem Substrat in etwa 1 cm breiten konzentrischen Zonen, die stellenweise in Lappen aufgeteilt sein können und schon nach wenigen Tagen runzlig werden. Luftmycel bis 0,5 cm hoch, weiß, locker, mit mortierellenartigem Geruch. Träger bis 500 μ lang, von 10–18 μ Breite auf 2–6 μ verschmälert. Ver-

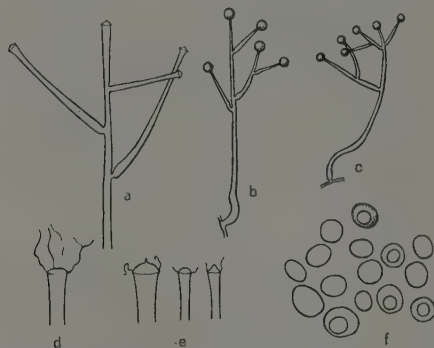


Fig. 24. *Mortierella spinosa* n. sp. a = Sporangien-trägernde (200:1); b u. c = Sporangienträger (42:1); d u. e = Columellen; d = Columella mit großem Membranrest (460:1); f = Sporen (460:1).

zweigung racemös mit wiederum (wenig) verzweigten Seitenästen, manchmal durch die kürzeren wenigen Seitenästen an *Mort. polycephala* erinnernd, oder auch in typischer Weise kandelaberartig verzweigt, indem die zuerst fast senkrecht abzweigenden Seitenästen in leichtem Bogen aufsteigen und die Köpfe fast in gleicher Höhe sind. Sporangien durchsichtig, etwa 35 μ Durchmesser. Membran zart, zerfließend oder zerreißend, oft große Reste hinterlassend. Die der Columella entsprechende Vorwölbung des Trägers kann etwas kräftiger sein, vereinzelt annähernd kegelförmig, und ist öfters mit einem dornigen Fortsatz versehen. Sporen unregelmäßig kugelig bis etwas länglich, etwa 6–12 μ groß, mit oder ohne zentrale Ölkugeln. Chlamydosporen fast kugelig, etwa 20 μ groß, nicht häufig. — Zygoten unbekannt.

Anfänglich hielt ich diese Art für *Mort. candelabrum* van Tieghem. Nachdem ich aber letztere (von Zycha: Stamm C 11) damit verglich, stellte ich eine wesentlich andere Wuchsform fest. Während bei *Mort. candelabrum* die Seitenäste vielfach den Hauptast übergipfeln, sind die Seitenäste meiner Art kürzer oder etwa ebenso lang wie der Hauptast. Bei *Mort. candelabrum* entspringen die Seitenäste schon näher der Basis, ihre Verzweigung ist vorwiegend cymös, und die Zahl der Äste ist viel größer als bei meiner Art.

59. *Mortierella raphani* Dauphin.

Lit. Dauphin 1908: 30, Fig. 30.

Fundort: E 78 β , isol. 27. VII. 34, Erde unter *Gardenia Thunbergia*, Gewächshaus im Bot. Garten Marburg.

Sonstiges Vorkommen: Unbekannt. Bei Dauphin fehlt die Angabe.

Substratmycel in undeutlich abgegrenzten, etwa $\frac{1}{2}$ cm breiten konzentrischen Zonen, in denen konzentrische Ringe deutlich sichtbar sind. Luftmycel spärlich und nur 1–2 cm hoch, immer weiß, locker, mit mortierellenartigem Geruch. Zuerst an niederliegenden anastomosierenden Lufthyphen sehr zahlreiche, unregelmäßig traubig verzweigte Stylosporenträger, ziemlich spät erst Sporangienträger. Mycel mit Stylosporen- und Sporangienträgern auf die Wände der Petrischalen übergreifend. Sporangienträger einzeln oder zu vielen aus etwa derselben Stelle entstehend, racemös verzweigt, Seitenäste 30–40 μ lang, im oberen Teil des Hauptträgers quirlig oder fast quirlig angeordnet, öfters wiederum verzweigt, an der Basis meist aufgebläht. Hauptträger 200–300 μ hoch, an der Basis zuerst dünn, etwa 4–6 μ , dann sehr bald aufgebläht auf etwa 16 μ und zum Sporangium allmählich wieder verjüngt; manchmal im oberen Teil nochmals eingeschnürt. Sporangium 20–40 μ , bis zu ca. 20 Sporen enthaltend. Sporen unregelmäßig kugelig, stumpfeckig, auch fast viereckig, öfters etwas länglich, vereinzelt mit Ölkugel; Durchmesser 10–12 μ , extrem 8–16 μ . Stylosporen breiter als hoch, deutlich bestachelt, bis 20 μ breit, manchmal mit Ölkugeln. — Zygoten unbekannt.

60. *Mortierella dichotoma* n. sp.
(*dichotoma* wegen der Gabeligkeit der Sporangienträger).

Fundort: M5, isol. Nov. 1933, von Mäusekot, Marburg.

Substratmycel weder gezont noch gelappt. Luftmycel weiß, wattig, 0,5 cm hoch. Geruch stark mortierellenartig. Sporangienträger gewöhnlich dichotome Äste von Lufthyphen oder auch seitliche Äste der niederliegenden Lufthyphen, manchmal selbst einen langen Seitenast abgebend. Dichotome sporangientragende Verzweigung auch seitlich aus einem dichotomen Sporangienträger entstehend. Träger fast gleichmäßig dick, wenig verschmälert unterhalb des Sporangiums, von 6–10 μ auf 4–6 μ Breite; Länge unregelmäßig, bis über 1 mm. Sporangien 20–40 μ groß, kugelig, mit glatter, zerfließender Membran und weit über 20 Sporen. Umriß des Sporangiums kreisförmig. Schwache Vorwölbung des Trägerendes; zarter, meist undeutlicher Kragen. Sporen unregelmäßig in Form und Größe, meist oval, einzelne fast zylindrisch oder auch kugelig; 2,7–5 μ zu 4,5–8 μ oder 2,5–5,4 μ im Durchmesser. Chlamydosporen vereinzelt in Lufthyphen, fast regelmäßig zylindrisch geformt, 4,2–8,1 μ zu 7–14,4 μ . — Zygoten unbekannt.

Obwohl Sporangien an dichotomen Lufthyphen bei den größeren Mortierellenformen, wie: *Mort. Bainieri* und *Mort. hygrophila* häufig vorkommen und vielfach als erste Träger entstehen, ist mir eine so reiche, nur dichotome Verzweigung bei keiner Art bekannt. Es mag sein, daß es sich hier um eine Abart von *Mort. Bainieri* handelt, was vielleicht sexuelle Beziehungen klären werden.

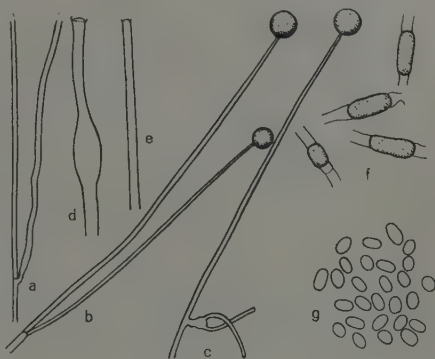


Fig. 25. *Mortierella dichotoma* n. sp. a–c = Verzweigung d. Sporangienträger (140:1); d, e = Trägerenden, f = Chlamydosporen, g = Sporen (460:1).

IV. Zusammenfassung.

Bisher wurden in Marburg a. d. L. aus etwa 85 Erdproben und von organischen Substraten (Mist, Pilze, Früchte, Samen, Heu, gekochte Kartoffeln, Brot, Wurst, Käse) ca. 60 Arten von *Mucorineae* isoliert. Sie verteilen sich auf 14 Gattungen. 12 Arten sind vermutlich noch nicht bekannt. Es ergab sich, daß die Gattung *Mortierella* stark im Erdboden vertreten ist.

Von den haplodiözischen (heterothallischen) Arten, die in meinen Kulturen zur Zygotenbildung gelangten, wurde das Geschlechterzahlen-verhältnis festgestellt. Nur verhältnismäßig wenig Mycelien erwiesen sich als neutral. Während ich bei *Muc. hiemalis* gleich viele (+)- und (-)-Mycelien fand, überwog bei *Rhizopus nigricans* das eine Geschlecht.

Ein auffallender sexueller Dimorphismus der Gametophyten ließ sich bei *Muc. flavus* feststellen (Substrat: Bw.ag.).

Hybridenansätze wurden zwischen: *Muc. silvaticus* und *Muc. corticolus*, *Muc. silvaticus* und *Muc. hiemalis*, *Muc. hiemalis* und *Muc. varians*, *Muc. hiemalis* und *Muc. luteus* beobachtet.

Muc. silvaticus und *Muc. hiemalis* bildeten anscheinend Bastardzygoten, die aber nicht zur Keimung gelangten.

Die vorliegende Arbeit wurde im Botanischen Institut der Universität Marburg von Frühjahr 1933 bis zum Frühjahr 1935 angefertigt.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. P. Claußen, fühle ich mich für seine unermüdliche Anteilnahme und Hilfe an meiner Arbeit zu großem Danke verpflichtet.

V. Literatur.

- Dauphin, J., L'étude des Mortiérellées. Ann. Sc. Nat. Bot. sér. 9, 8, 1—112 (1908).
 Fischer, A., Phycomycetes: Mucorinae. Rabenh. Kryptogamenfl. 1, IV, 161—310. Leipzig 1892.
 Fitzpatrick, H. M., The lower fungi. Phycomycetes. New York 1930.
 Fuckel, L., Symbolae mycologicae. Beitrag z. Kenntnis d. rheinischen Pilze. Jahrb. d. Nass. Vereins f. Naturk., 23 n. 24, 73 (1869 u. 1870).
 Hagem, O., Untersuchungen über Norwegens Mucorineen. 1. Vidensk.-Selsk. Skrift. I. Math.-Naturv. Kl., Nr. 7, 1—50 (1908).
 Hanzawa, J., Studien über einige Rhizopus-Arten. Mycol. Zbl., 5, 230—246, 257 bis 281 (1915).
 Lendner, A., Les Mucorinées de la Suisse. Matér. Flore Crypt. Suisse, III, 1, 1—177 (1908).
 — Les espèces du genre Syncephalastrum. Bull. Soc. de Genève, 2 me sér., 4, 109—112 (1912).
 Nakazawa, R., Rhizopus Batatas. Zbl. f. Bakt. II, 24, 482, 6 Fig. (1909).

Saccardo, P. A., Sylloge Fungorum: **7**, 1, 181 (1888); **9**, 335 (1891); **11**, 239 (1895); **14**, 432 (1899); **16**, 383, **17**, 494 (1905); **21**, 815 (1912); **24**, 1 (1925).

Schlitzberger, S., Ein Beitrag zur Kenntnis der Pilzflora in der Umgebung von Kassel. Ber. d. Vereins f. Naturk. z. Kassel, **32** u. **33**, 97 (1886).

Zycha, H., Kryptogamenflora der Mark Brandenburg, **6a** (1935).

Im übrigen verweise ich auf das sehr ausführliche Literaturverzeichnis bei Zycha.

Im speziellen Teil befindet sich für jede Art der Hinweis auf die Original-literatur, die Angaben bei Saccardo, Zycha und auf Beschreibungen, die mir für die jeweilige Art als besonders wertvoll erschienen. Diese Hinweise sind zum Teil auch auf das Literaturverzeichnis bei Zycha bezogen.

Alphabetische Liste der untersuchten *Mucorineae*.

Aspidia cylindrospora 200, *fusca* 201, *glauca* 200, *gracilis* 203, *Lichtheimi* 202, *Orchidis* 200.

Circinella Sydowi 196.

Chaetocladium Brefeldii 206.

Dicranophora fulva 206.

Lichtheimia corymbifera 202.

Mortierella Bainieri 212, *candelabrum* 212, *dichotoma* 215, *humilis* 209, *hygrophila* 212, *isabellina* 207, *Marburgensis* 211, *minutissima* 211, *monospora* 210, *raphani* 214, *spinosa* 214, *vinacea* 208, *zonata* 210.

Mucor albo-ater 182, *attenuatus* 192, *christianensis* 188, *circinelloides* 191, *corticulus* 193, *corymbifer* 202, *cylindrosporus* 182, *dispersus* var. *megalospora* 184, *flavus* 187, *genevensis* 186, *griseo-cyanus* 189, *griseo-roseus* 189, *globosus* 183, *heterosporus* 184, *hiemalis* 186, *Jansseni* 194, *laxorhizus* 196, *Lichtheimi* 202, *luteus* 195, *microsporus* 182, *plumbeus* 190, *pusillus* 185, *racemosus* 188, *racemosus* var. *brunneus* 188, *Ramannianus* 181, *saturninus* 189, *silvaticus* 193, *sphaerosporus* 183, *spinus* 190, *strictus* 191, *varians* 189.

Pilaira anomala 205.

Pilobolus crystallinus 205, *Kleinii* 205.

Piptocephalis corymbifera 206.

Rhizopus Batatas 198, *hasanensis* 199, *nigricans* 198, *Tritici* 198.

Sporodinia grandis 204.

Syncephalastrum nigricans 206.

Thamnidium elegans 205.

Tieghemella Orchidis 200.

Zygorhynchus Moelleri 196.

Zur Kenntnis der nichtmendelnden Buntheit der Laubblätter¹⁾.

Von O. Renner.

Mit 4 Abbildungen im Text.

1. Albomaculatio und Albotunicatio.

Die Weißmanteligkeit (Albotunicatio) der Blätter, z. B. von *Pelargonium zonale*, ist, wie bekannt, der stabile periklinal strukturierte Endzustand einer ursprünglich, am Sämling, mosaikartigen Grün-Weiß-Buntheit: Durchgangszustand zwischen unregelmäßiger und gesetzmäßig periklinaler Variegation der Blätter ist oft sektoriale Scheckung des Sprosses. Die nichtmendelnde mosaikartige Grün-Weiß-Buntheit hat man als Albomaculatio, Weißfleckigkeit, bezeichnet²⁾. Und wenn bei *Pelargonium* die Albomaculatio der Jugendform in die „Albosectoratio“ und Albotunicatio der Folgeform übergeht, so erhebt sich die Frage, ob die Albomaculatio nicht allgemein zur sektorialen und gegebenenfalls auch periklinalen Buntheit werden kann.

Nach der von E. Baur (1909) entwickelten und auch von Correns (1928, S. 139ff.) mit einigem Vorbehalt angenommenen Vorstellung beruht die Laubscheckung vom *Pelargonium*-Typus auf grob entwicklungsmechanischen Vorgängen, auf Aussortierung von zweierlei Plastiden-sorten im Lauf der Zellteilungen. Sobald einmal in den Sproßvegetationspunkten rein grüne und rein weiße Zellen da sind, müssen die Bezirke verschiedener Farbe mit der Zeit größer werden als sie an den ersten, unregelmäßig gescheckten Blättern waren, und bei der Wachstumsweise des Scheitels der Angiospermen muß früher oder später, wenn der Scheitel lange genug tätig ist oder lange genug tätige Seitenscheitel erzeugt, sektoriale oder periklinale Scheidung von Grün und Weiß zustande kommen oder sektoriale und periklinale Scheidung nebeneinander. Wo

1) Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft (Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft) ausgeführte Untersuchungen.

2) Für die durch ein rezessives Gen bedingte Buntheit der *formae* „*albomarmoratae*“ und „*albopulverae*“ (z. B. bei Correns 1920, S. 218, 225) usw. konnte man die Bezeichnung Albomarmoratio wählen.

eine Weißfleckung dieselbe Ursache hat wie bei *Pelargonium*, müssen wir deshalb neben oder nach der Albomaculatio zumindest sektoriale Buntheit erwarten, und in den Fällen, in denen die Zahl der selbständigen Initialenschichten in der Blattanlage es erlaubt, auch Albotunicatio.

Als typische Albomaculatio gilt die von *Antirrhinum majus*. An dem bekannten Bild von Baur (Einführung, letzte Auflage 1930, S. 229) ist deutlich zu sehen, daß ganze Blattoberflächen weiß sein können; auch Weißrandigkeit, was hier soviel ist wie Weißmanteligkeit, fehlt nicht. In aller Ausführlichkeit beschreibt Scherz (1927) das Vorkommen typisch albotunicater Sprosse (ein schönes Bild S. 8, Fig. 8), so wie auch Gairdner und Haldane (1929) von einer weißmanteligen Chimäre berichten, von der sie auch einen Zweig farbig abbilden (Taf. XVIII, Fig. 4; der graulichgrüne Ton des Mittelfeldes der Blätter ist gut getroffen). Herr Scherz war so freundlich, mir albotunicate Sprosse seines Klons



Fig. 1. *Oenothera Co-albiflava* albomaculat aus grün \times weißrandig. 1934/74.

WS 62 und auch albomaculate Sämlingspflanzen zu überlassen, dazu ging auch in meinen eignen Aussaaten von Samen aus Müncheberg eine Weißscheckmutante auf. So konnte ich mich selber davon überzeugen, daß die Weißfleckigkeit, genau wie bei den gescheckten Artbastarden und paralbomaculaten Individuen von *Oenothera*, in sektoriale und zuletzt periklinale Farbverteilung übergeht¹⁾.

1) Die Angabe von Correns (1928, S. 139), daß die Schecken bei *Oenothera* „nicht Periklinalechimären sind, sondern nur ein Mosaik aus grün und weiß darstellen“, trifft nicht zu. Zum Beleg ist die Fig. 2 beigegeben; Fig. 1 zeigt den Anfangszustand.

Zum erstenmal ist eine Albomaculatio von Correns (1909) an *Mirabilis jalapa* genau beschrieben und züchterisch geprüft worden. Der Autor selber erwähnt, daß ganz farblose und ganz weiße Blätter und Zweige vorkommen; von Weißbrandigkeit, wie sie bei *Pelargonium* so auffällig ist, spricht er nicht, aber er schreibt doch: „im allgemeinen dürfte sich bei der *albomaculata* das Grün mehr an die Blattmediane halten als bei der *variegata*“ (deren Buntheit durch ein rezessives Gen bedingt ist). Und von seinen Bil-



Fig. 2. *Oenothera* (*germanica* \times *albiflora* weißbrandig) *rigiflora*, albotunicater Sproß. 1934/136.

dern zeigt Fig. 2F ein zur Hälfte grünes zur Hälfte weißes Blatt, die Figuren D und E aber zeigen ein unregelmäßig begrenztes grünes Mittelfeld und breite weiße Ränder und Spitzen. Das deutet darauf hin, daß diese Blätter nicht sektorial weiß-grün-weiß, sondern periklinal weiß-über-grün (vielleicht haplochlamydisch; vgl. unten, *Sambucus*) gebaut waren¹). Eine neuerliche Prüfung der Corrensschen Sippe auf das Vorkommen von Albotunicatio ist leider nicht möglich, weil sie, wie Herr Kollege F. v. Wettstein mir freundlich mitteilt, in Dahlem nicht mehr vorhanden ist. Man weiß, wie mühsam es mitunter ist, weißscheckige Sippen zu erhalten, wenn sie nicht durch Kreuzung von Grün und Weiß immer wieder hergestellt

werden können: vegetativ gehen sie in weiß oder grün oder weiß-über-grün über, aus Samen sind sie nur von den noch fein gescheckten Sprossen in geringer Zahl zu erhalten.

Von anderen albomaculaten Formen mit nur mütterlich vererbter, nicht durch ein mutiertes Gen verursachter Buntheit sind folgende als mindestens teilweise periklinalchimärisch geschildert: *Melandrium album* (Shull), *Lychnis coeli rosa* (Shull), *Mesembrianthemum ovalifolium* (Correns).

1) Krenke (S. 776, Abb. 201) beschreibt leider die „haplochlamyden anthocyan-grünbunten Blätter“ von *Mirabilis* nicht genauer.

Beta vulgaris (Munerati, Pringsheim u. Schwartz), *Arabis albida* (Correns), *Aubrietia graeca* (Correns), *Erodium cicutarium* (Scherz), *Trifolium pratense* (Kajanus, der die Vererbung beobachtet hat, erwähnt nur sektorale Buntheit, Pringsheim u. Schwartz auch periklinale), *Minutus luteus* (Brožek), *Petunia violacea* (Terao u. U), *Nicotiana colossea* (Honing), *Solanum lycopersicum* (Schloesser). Unklar ist *Primula sinensis* (Gregory), auch *Primula veris* (Chattoway u. Snow). *Glechoma hederacea pseudoleucodermis* von Correns (1919) kann hier angeschlossen werden, wenn der Erbgang auch wahrscheinlich ein anderer ist (vgl. unten S. 231).

Sonst sind albotunicate Formen, bei denen der Erbgang der Buntheit nicht studiert ist, beschrieben z. B. für: *Brassica oleracea* (Küster, der auch die meisten anderen zu nennenden Arten aufführt; Sabnis¹), Chapin), *Eronymus japonica* (Bateson, Rischkow), *Acer negundo* (Funaoka, Lakon), *Citrus spec.* (Sabnis), *Abutilon spec.* (Krenke), *Pedilanthus tithymaloides* (Sabnis), *Aegopodium podagraria* (eigene Beobachtung), *Pastinaca sativa* (ebenso), *Cornus sanguinea* (Funaoka), *Nerium oleander* (Krenke), *Duranta variegata* (Verbenaceae, Sabnis), *Eranthemum spec.* (Acanthaceae, Sabnis), *Coprosma Baueri* (Rubiaceae, Bateson, Sabnis), *Farfugium grande* (Composite, Funaoka). Ohne anatomische Untersuchung sind z. B. genannt *Heracleum sphondylium*, *Peucedanum palustre*, *Silene pratensis*, *Sium latifolium*, *Sedum acre*, alle von Pringsheim u. Schwartz angegeben.

Als periklinalechimärisch sind auch die fast ganz weißen, nur am Mittelnerv schmal grünstreifigen Blätter von *Hypericum acutum* anzusehen (Noack), und vielleicht gehören hierher auch ähnliche Blätter von *Polygonum convolvulus* (Pringsheim u. Schwartz)².

Außer Marmorierung ist auch sektorale Buntheit angegeben, doch periklinale nicht erwähnt, bei *Amarantus retroflexus* (Chapin), *Mercurialis annua* (Correns 1920), *Stellaria media* (Correns 1922, 1931), *Phaseolus vulgaris* (Parker), *Pisum sativum* (de Haan), *Viola arvensis* (Clausen), *Hypericum perforatum* (Correns 1931), *Epilobium hirsutum* (Michaelis), *Hieracium auricula*, *Senecio vulgaris*, *Taraxacum officinale* (alle drei von

1) Der Titel der Arbeit von Sabnis: „Inheritance of variegation“ ist irreführend. Die Mitteilung enthält nur anatomische Daten.

2) Ob die epidemisch aufgetretene Buntblättrigkeit bei *Polygonum pallidum*, *persicaria*, *nodosum*, von der Garjeanne (1903) berichtet (213 bunte Pflanzen auf 500 qm!), echte, mutative Buntheit war, ist doch sehr zweifelhaft. Nach der äußeren Erscheinung stimmte sie mit Albomaculatio und Albosectoratio überein, und zufällig könnte ja von allen drei Arten am selben Fleck ein albomaculatus Individuum aufgetreten sein und bunte Nachkommen gebracht haben. Aber vielleicht handelte es sich um infektiöse Chlorose. Artbastarde sind in der Gattung öfter beschrieben, aber über Scheckung ist nichts mitgeteilt.

Correns, 1922, studiert), *Artemisia vulgaris* (Rischkow u. Bulanowa). Dazu kommen noch, ohne Untersuchungen über den Erbgang, z. B. *Dianthus chinensis* (Sabnis), *Ficus carica* (Condit), *Fragaria vesca* (Sabnis), *Melilotus* spec. (Ufer), *Astrantia major* (im Gegensatz zu anderen Umbelliferen, vgl. oben, nach Pringsheim u. Schwartz), *Mentha rotundifolia* (Sabnis), *Vaccinium vitis idaea* (Krenke, S. 749). Weiter eine ziemlich große Zahl von Pflanzen der verschiedensten Familien, die z. B. bei Pringsheim u. Schwartz nachzusehen sind.

Eine Ausnahme macht die von Noack (1931) studierte Weißbuntheit von *Borrigo officinalis*. Hier bleibt die Marmorierung bis in die Infloreszenz erhalten, ohne von Sektorierung abgelöst zu werden. Wenn auch hier zweierlei Plastiden vorkommen und entmischt werden, sollte man erwarten, daß man bei vegetativer Vermehrung durch Stecklinge, falls solche möglich ist, doch noch Sprosse mit größeren Bezirken gleicher Farbe erzielen kann. Aber vielleicht liegt gar keine echte Albomaculatio vor.

Aus diesen Daten ist zu entnehmen: Die nach der (erweiterten; vgl. unten S. 228) Baursehen Hypothese auf Plastidenentmischung zurückzuführende Albomaculatio ist, wie nach dieser Hypothese zu fordern, überall — mit Ausnahme des unklaren Falles von *Borrigo* — auch als sektoriale Scheckung entwickelt. In vielen Fällen, deren Zahl bei genauerer Prüfung wohl noch größer werden dürfte, ist neben sektorialer auch periklinale Buntheit beobachtet. Wo die Albotunicatio immer fehlt, muß die Entwicklungsgeschichte des Blattes derart sein, daß das gesamte Mesophyll sich aus einer einzigen subepidermalen¹⁾ Initialenschicht herleitet, nicht aus zwei. Aber bei solchen Pflanzen müßte wenigstens die Epidermis weißbunter Sprosse gelegentlich farblose Plastiden führen, auch wenn das Mesophyll grün ist (und umgekehrt), d. h. es müßten haplochlamydische Periklinalechimären in bezug auf die Plastidenbeschaffenheit vorkommen.

Was die unmittelbare Beobachtung der Blattentwicklung anlangt, so ist das Material noch recht spärlich. Bei *Oenothera* und *Pelargonium* (Krumbholz), bei *Solanum* (Lange), bei *Arabis*, *Evonymus* (Massey), ist die Beteiligung der zweiten Periblemschicht an der Bildung der Blattspreite, wie sie nach dem Bau der diplochlamyden Periklinalechimären

1) Das Bastardwort „subepidermal“ sollte eigentlich emendiert werden. „Hypepidermal“ wäre zu schwerfällig, aber gegen „hypodermal“ könnte kaum ein Bedenken erhoben werden, wenn auch „Hypoderm“ vom fertigen Organ in weiterem Sinn gebraucht wird.

zu fordern ist, gesichert. Der in der Plastidenbeschaffenheit mit der Epidermis übereinstimmende Teil des Mesophylls am Rand des Blattes geht natürlich aus der ersten subepidermalen Schicht hervor, und deren Teilungstätigkeit ist auch leicht zu verfolgen (Noack, Krumbholz, Schwarz, Lange, Massey, Weidt). Viel schwerer ist zu entscheiden, wieweit die zweite subepidermale Schicht an der Bildung des Blattgewebes teilnimmt. Aufbau des ganzen Mesophylls aus der ersten Periblemschicht ist für *Hypericum* festgestellt (Zimmermann), und der Charakter der Scheckung stimmt damit aufs beste überein. Nach Massey sollen sich *Veronica gentianoides* und *Chlorophytum comosum*, die auch nicht periklinal, sondern nur sektorial panaschiert erscheinen, ebenso verhalten, aber über sie wird noch zu reden sein.

Wie sich unten zeigen wird, folgt die Entstehung des Blattes auch bei einer und derselben Art nicht immer demselben Gesetz, der Schluß von einer Varietät auf eine andere ist also nicht zulässig, und erst recht nicht von einer Art auf eine andere. Man muß also, um den Zusammenhang zwischen Blattbildung und Panaschürecharakter zu ermitteln, sich an die panaschierten Formen selber halten, wie z. B. Massey getan hat. Andererseits sollte man fürs nächste die Blattentwicklung überhaupt nur an panaschierten Typen studieren, weil hier die histogenetischen Zusammenhänge nach unserer Überzeugung an den fertigen Zuständen sicher abzulesen sind und von dort aus die Bildungsvorgänge sich leichter analysieren lassen.

2. Albonucleatio und Inversion der Albotunicatio.

Wenn nur der Zufall darüber entscheidet, in welche Meristemschicht die grünen und in welche die farblosen Plastiden geraten, muß periklinaler Bau mit grün-über-weiß („Albonucleatio“) ebenso häufig aus der Albomaculatio der gescheckten Sämlinge sich entwickeln wie die Schichtung weiß-über-grün. Bei *Oenothera* ist das, wie an echter Albomaculatio und an Bastardscheckung geprüft wurde, wirklich der Fall. Bei *Pelargonium* ist wenigstens bekannt, daß Albonucleatio vorkommt (z. B. Baur 1909, S. 345; Noack 1922, S. 513; Roth 1927, S. 130, „mehrfach aufgetreten“; Bateson 1919, S. 97, betrifft nachträgliche Inversion, vgl. unten). Bei *Antirrhinum* ebenso; Scherz gibt das schon an (S. 2), und ich habe es ebenfalls beobachtet. Correns (1919, S. 844) fand bei *Arabis albida* „chlorotidermis“ auch „die Umkehrung mit grüner Haut und blassem Kern“. Nach der Beschreibung von Gregory (1915) kam bei *Primula sinensis* auch grün-über-gelb vor, nicht nur gelb-über-grün. Daß man den farblosen Kern im grünen

Mantel weniger oft entdeckt als die Weißmanteligkeit, ist leicht zu verstehen. Schon bei *Oenothera* ist grüner Rand bei gelbgrünem Binnenfeld viel weniger auffällig als weißer Rand bei etwas graulichgrünem Mittelfeld. Und bei *Antirrhinum* ist der Mantel so dick, daß die albotunicaten Blätter ausgesprochen graulichgrün erscheinen und man die Albonucleatio eigentlich erst ahnt, wenn man sorgfältig an einem gescheckten Individuum danach sucht; ein etwas blasserer, schmales, sehr undeutlich abgegrenztes Mittelfeld, wie es bei jeder Pflanze zufällig vorkommen kann, deutet hier darauf hin, daß ein farbloser Kern in grüner Hülle steckt. Wenn NOACK (1932, S. 240) bei einem weißbunten *Hypericum acutum* wohl albotunicate, aber keine invers periklinale Sprosse fand, ist das bei dem Zurücktreten des Kerns gegenüber dem breiten Mantelrand nicht verwunderlich. Ebenso bemerkt KÜSTER (1919, S. 234) von *Ligustrum ovalifolium*: „der Farbenunterschied zwischen Rand und Binnenfeld ist gering und trägt zu der schlechten Auffindbarkeit der invers marginaten Zweige bei“. Als zu schwach bunt werden solche Typen auch als Zierpflanzen geringen Auslesewert haben. Wenn „viridimarginate“ Formen viel seltener beschrieben sind als albomarginate, so ist das also nicht zu verwundern. KÜSTER (1919, S. 233f. und 1927, S. 12) nennt nur *Evonymus japonica*, *Acer negundo*, *Elaeagnus pungens*, *Ilex aquifolium* — davon Bilder 1927, S. 14, Fig. 11 —, *Farfugium grande* (nach FUNAOKA, 1924, S. 361) und *Hydrangea hortensis* var. *nivalis*, von der unten noch die Rede sein wird. Ich möchte aber annehmen, daß überall, wo Albotunicatio vorkommt, auch Albonucleatio vorkommen kann.

Nicht ganz leicht ist die eigentliche Inversion der Struktur bei solchen Sprossen, die den periklinalen Zustand schon erreicht haben, entwicklungsmechanisch zu verstehen. Die Umkehrung der Albotunicatio in Albonucleatio ist ja bei verschiedenen Pflanzen beschrieben, mitunter an einem und demselben Blatt; so bei *Ilex* (Focke 1877, nach KÜSTER 1927, S. 12), bei *Ligustrum ovalifolium*¹⁾ und *Acer negundo* (KÜSTER 1919, S. 234ff.), bei *Evonymus japonica latifolia*, *Coprosma Baueri*, drei Formen von *Pelargonium* (Bateson 1919, S. 95ff., mit farbigen Bildern, Taf. 3 und 4; Massey 1928), *Arabis albida* „leucodermis“ (Correns 1919, S. 823, 844; auch Bateson 1921, S. 97 nennt „*Arabis*“), *Evonymus radicans* (KÜSTER 1926, S. 260, Abb. S. 265; auch *E. japonica*, Abb. S. 266, 267), *Glechoma hederacea* (KÜSTER 1925, S. 28), *Nicotiana colossea* (Honing 1927,

1) Bei *Ligustrum vulgare* soll nach W. Schwarz (1927) die Entwicklung des Blattes das Entstehen einer diplochlamyden Periklinalehimäre unmöglich erscheinen lassen. Falls auch bei dieser Art albotunicate Formen vorkommen, müßte man bei einer solchen Form die Blattentwicklung noch einmal untersuchen.

S. 16), *Phlox* und *Fraxinus cinerea* (Küster 1929, S. 351). Bemerkenswert ist, daß nach Bateson (1919, S. 95, 1921, S. 97) die Umkehrung (geprüft besonders *Evonymus*, *Pelargonium*, *Arabis*) von grün-über-weiß in weiß-über-grün nie beobachtet wurde; warum die eine Anordnung stabiler erscheint als die andere, ist noch nicht klar.

Eine völlige Inversion ist leicht zu verstehen, wenn sie den Umweg über die sektoriale Panaschierung nimmt, die ja oft aus periklinaler hervorgeht. Solches Verhalten beschreibt Küster von *Evonymus radicans* (1926, S. 260). Auch bei der *Evonymus japonica* von Bateson (1919, S. 95) erscheint eine solche Entstehung nicht unmöglich, weil die betreffende Pflanze öfter rein weiße und rein grüne Bezirke bilden soll, bei *Arabis albida leudocermis* von Correns ebenso, aus demselben Grund. Von *Ligustrum ovalifolium*, *Acer negundo*, *Phlox* gibt Küster (1926; 1929, S. 352) an, daß die viridimarginate Form an der albomarginaten „unvermittelt wie eine Knospenmutation sichtbar wird“, von *Fraxinus cinerea*, *Pelargonium*, *Glechoma* berichtet er, daß „die Sektorform der invertierten Sproßanteile mitten in einem Jahrestrieb einsetzt“ (1929, S. 352). Und wenn, wie von *Pelargonium* beschrieben (Bateson 1919; nach Massey am häufigsten bei *P. elegans*, das bei Bateson weniger genau als ivy-leaved *P.* bezeichnet ist), einzelne Teile einzelner Blätter die Umkehrung zeigen, muß die Verschiebung unmittelbar erfolgt sein. Massey hat solche Blätter von *Pelargonium elegans* untersucht und gibt eine Beschreibung mit einer schematischen Zeichnung (S. 357; bei Jones, S. 119, Fig. 21 etwas verändert wiedergegeben). Danach ist in solchen Blatteilen oberseits die farblose Schicht unter der Epidermis ausgefallen, unterseits ist diese Schicht durch grünes Gewebe von der Epidermis abgedrängt. Daß die beiden Verschiebungen, auf Ober- und Unterseite, immer gleichzeitig auftreten, ist mir übrigens unwahrscheinlich; man bekommt die Verlagerung der farblosen Schicht in das grüne Gewebe eben nur dann zu sehen, wenn gleichzeitig auf der anderen Seite der farblose Mantel verschwindet. Die Veränderung, die Massey auf der Oberseite des Blattes beobachtet hat und die man auch sonst, ober- wie unterseits, mitunter antrifft, kann auf zweierlei Weise zustande kommen; entweder wird die Subepidermale ausgeschaltet, so daß das grüne Binnengewebe an die unveränderte Epidermis heranrückt, oder aber das Dermatogen geht verloren und die äußerste Periblemschicht liefert die Epidermis. Schwerer ist die Einschiebung einer grünen Platte zwischen Epidermis und farbloser Subepidermale zu verstehen. Am leichtesten könnte die beschriebene Lagerung der Gewebe dadurch entstehen, daß ein mit normalen Plastiden ausgestattetes Dermatogen

perikline Teilungen ausführte. Die Möglichkeit, daß ein scheinbar typisch albotunicater Sproß über seiner farblosen Subepidermalen eine normale Epidermis führt, ist ja ohne weiteres gegeben und in *Pelargonium zonale* „Golden Brilliantissima“ auch verwirklicht (vgl. unten). Wenn die weißrandige Form von *Pelargonium elegans* die Inversion besonders häufig zeigt, wie Massey angibt, so könnte das mit dem anomalen Bau der Sippe zusammenhängen. Noch wahrscheinlicher ist mir ein solcher Zusammenhang für *Pelargonium zonale* var. „Madame Salleron“, die öfter Inversion der Albotunicatio zeigt (Bateson 1919, S. 97; Jones, S. 114). An weißen Blättern und Sprossen dieser Form treten nämlich oft Rückschläge zu Grün auf (Küster, 1919, S. 228), und wie unten (S. 259) auszuführen sein wird, deutet das auf eine Epidermis, die normale Plastiden führt.

Auf alle Fälle ist eine einfache Vertauschung von Mantel- und Kernbeschaffenheit bei der Determinierung der Gewebe nach unserer Auffassung der Scheckung vom *Pelargonium*typus nicht möglich, während sie nach Noacks Hypothese (vgl. unten) wohl eintreten könnte.

3. Albomaculatio und Paralbomaculatio.

Correns nennt Albomaculatio nur die rein mütterlich vererbte Weißfleckigkeit, Paralbomaculatio die äußerlich gleiche, von *Hypericum perforatum* beschriebene Erscheinung, bei der der Charakter auch vom Vater übertragen wird (1931 a, S. 276, und b, S. 208). Augenscheinlich fällt unter den Begriff der Paralbomaculatio auch das Verhalten der Pelargonien, wie das Correns selber (S. 215) und nach ihm de Haan (1933, S. 380ff.) schon ausspricht, und der „status albotunicatus“ (Correns 1919, S. 821) ist wirklich nur ein Folgezustand des „status paralbomaculatus“. Derselbe Typus der Vererbung ist bis jetzt sonst noch bekannt von *Erodium cicutarium* (Scherz 1927, S. 20), von *Oenothera Lamarckiana* und anderen Arten (Heribert Nilsson 1912, S. 109; Renner 1934, S. 241f., und unten S. 280; deVries, 1901, S. 612f. hat nur Selbstbestäubungen ausgeführt; Stomps 1917, S. 171, findet bei *Oe. biennis*, daß weißrandig ♀ × grün ♂ gescheckte Sämlinge gibt; die reziproke Kreuzung hat er nicht ausgeführt, auch 1920 nicht, wo auf S. 263 nur über Selbstbestäubungen bunter Zweige berichtet wird); von *Hypericum acutum* (Noack 1932); von *Epilobium hirsutum* (Michaelis 1935¹⁾). Daß *Amarantus retroflexus* hierher gehört, wie Chapin (1914)

1) Michaelis berichtet, daß die spontan aufgetretenen weißbunten Individuen in einzelnen Teilen immer grob sektorial gescheckt waren, während die aus Selbstbestäubung gescheckter Blüten hervorgegangenen Pflanzen über die Marmorierung

meint, scheint mir nicht bewiesen, weil nur Selbstbestäubung ausgeführt ist. Ob *Borrigo officinalis* (Noack 1931) ebenfalls hier einzureihen ist, wie de Haan (1933, S. 382) annimmt, ist mir zweifelhaft (vgl. oben S. 222). Ebenfalls unklar ist der Befund von Beer, daß die Kreuzung *Fuchsia globosa* grün \times *F. gracilis* variegat grüne (8), gelbe (3) und weiße (2) Sämlinge lieferte (S. 224).

Bei *Epilobium*, bei dem man wegen der nahen Verwandtschaft mit *Oenothera* ausgeprägte Übertragung der Laubfärbung von Vaterseite her erwarten möchte, ist sie in Wirklichkeit nach den Erfahrungen von Michaelis gar nicht häufig (in der Kreuzung grün \times weiß nur 4 Schecken auf 1770 grüne, also 0,23%). Und bei einigen Objekten mit in der Regel mütterlicher Vererbung ist ganz gelegentlich Übertragung durch den Pollen beobachtet worden. So bei *Viola arvensis* (J. Clausen 1930; grün \times gescheckt lieferte eine rein grüne F_1 , in der F_2 fanden sich unter 960 Pflanzen 3 gescheckte); bei *Antirrhinum majus* (Baur fand nur mütterliche Vererbung; Scherz ebenso; er gibt S. 9 für grün \times weiß nur an, daß die Sämlinge stets rein grün, für die reziproke Kreuzung, daß etwa 700 Individuen blaß waren; ich selbst habe ebenfalls beide Verbindungen aufgezogen und aus dem albotunicaten Klon W. S. 62 von Scherz [vgl. Scherz 1927, S. 9] bei Bestäubung mit dem Pollen rein grünlaubiger Sippen 175 blasse, bald sterbende Sämlinge ohne jede Scheckung erzogen, aus der reziproken Verbindung 110 rein grüne Pflanzen, die während ihrer ganzen Entwicklung kein weißes Fleckchen zeigten; auch Gairdner u. Haldane [1929, S. 324] fanden die Nachkommen eines albotunicaten Individuum nach Bestäubung mit dem Pollen grüner Pflanzen zu vielen hundert ganz blaß, aber in der reziproken Kreuzung traten neben 7970 grünen Sämlingen 3 gescheckte und 4 ganz blasse auf); bei *Pisum sativum* (de Haan 1933, S. 374: kurze Mitteilung über unpublizierte Versuche); bei *Phaseolus vulgaris* (Parker 1934, S. 168: in der F_1 von grün \times variegat fand sich neben rein grünen eine schwach gescheckte Pflanze, dagegen traten in den F_2 -Familien 28 bunte neben 353 grünen auf).

Wenn die Scheckung so selten in die Erscheinung tritt wie in den erwähnten Fällen, kann man natürlich an neue Mutation denken; in dem Versuch von Gairdner u. Haldane möchte ich Mutation sogar für wahrscheinlicher halten als Übertragung vom Vater, besonders was die Entstehung der 4 ganz farblosen Sämlinge betrifft, deren Albinismus

nicht hinauskamen. Die Erklärung, die er dafür gibt, scheint mir nicht zwingend. Auf alle Fälle möchte ich erwarten, daß die marmorierten Sprosse bei genügend langer Lebensdauer noch sektorial bunt werden müssen.

ja ebensogut genisch bedingt gewesen sein kann. Aber es kann durchaus nicht als indiskutabel gelten, daß bei solchen Formen, die die Plastiden im allgemeinen nur über die Eizellen auf die nächste Generation weitergeben, gelegentlich doch auch aus dem Pollen Chromatophoren ins Ei übergehen und dabei lebensfähig und vermehrungsfähig bleiben. *Epilobium hirsutum* scheint, mit *Oenothera* verglichen, ein solcher Fall, in dem väterliche Übermittlung von Plastiden „geduldet“ wird, während sie bei *Oenothera* die Regel ist.

Eine strenge Trennung zwischen Albomaculatio und Paralbomaculatio ist also, wie schon de Haan (1933, S. 378) bemerkt, eigentlich nicht durchzuführen, aber als kurze Ausdrücke für das normale Verhalten leisten die beiden Termini doch gute Dienste, selbst wenn wir mit Gregory (1915) und Winge (1919) annehmen, daß es sich in beiden Fällen um Aussortierung von zweierlei Plastiden handelt. Correns (1909, zuletzt 1928) und überraschenderweise auch Baur (1910, S. 101, noch 1930, S. 236) neigten zu der Annahme, daß bei der rein mütterlich vererbten Albomaculatio das Plasma „in zwei Zuständen vorkäme, einem gesunden, in dem die Chloroplasten ergrünen, und einem kranken, der sie nicht ergrünen läßt“; in den embryonalen Zellen wäre das Plasma „in einem labilen Zustand, fähig, den gesunden oder den kranken Zustand anzunehmen . . . Plastiden, die mit dem Spermakern übertreten sollten, würden sich nach dem Eiplasma richten und je nach diesem gesund oder krank werden. . . Die bunten Sämlinge aber gingen aus Eizellen hervor, die noch im labilen Zustand wären“ (Correns 1928, S. 144f.¹⁾). Eine ganz ähnliche Vorstellung hat auch Noack (1922) entwickelt, der nicht einmal den albotunicaten Zustand der *Pelargonien* von dieser Deutung ausnimmt²⁾, während Correns sich hier entschieden für eine stabil peri-

1) In einer Arbeit, die mir erst nach der Niederschrift der vorliegenden Mitteilung zugegangen ist, stellt sich East (1934, S. 407 und sonst) mit besonderer Entscheidung auf die Seite von Correns. Er denkt sogar, um den „Krankheitszustand“ zu erklären, an „an active, parasitic agent which can not, as filterable viruses appear to do, pass through living membranes“. Und er scheint auch *Pelargonium* von dieser Erklärung nicht auszuschließen.

2) Schürhoff (1924, S. 192) entscheidet sich für Correns und Noack. — Honing (1927, S. 17f.) schließt sich bei der Deutung des periklinalen status evanidotunicatus von *Nicotiana colossea* der Theorie von Noack an. Er kommt dazu, weil er, wie ich glaube, das Gewicht gewisser Störungen der Gewebeanordnung überschätzt, die nach meiner Meinung rein entwicklungsmechanisch zu verstehen sind. — Krenke (1933, S. 762ff.) denkt an die Übertragung wesentlicher Mengen von Cytoplasma mit dem Spermakern; die Annahme führt uns nicht weiter. — Küster weist wiederholt (z. B. 1927, S. 49) darauf hin, daß „inäquale Teilungen“ eine Rolle spielen könnten, und nähert sich damit der Vorstellung Bateons von „somatic segregation“ (z. B. 1926, S. 215).

klinal Struktur ausspricht (1928, S. 144) und auch für die Paralobomaculatio der *Pelargonium*-Sämlinge, wenn auch mit Zögern, die Baursehe Hypothese der Plastidenentmischung gelten läßt (S. 146). Correns und Baur sind in ihrer Auffassung wohl dadurch bestärkt worden, daß es schien, als ob nur bei rein mütterlicher Vererbung „gemischte“ Eizellen vorkämen und bei *Pelargonium* die Keimzellen, Eizellen wie Pollen, immer „rein“ wären. Bei *Pelargonium* scheint die Entmischung der beiderlei Plastiden immer abgeschlossen, bis ein bunter Sämling blühbar wird. Aber daß bei *Oenothera* und *Hypericum* auch „gemischte“ Keimzellen vorkommen, halte ich für sicher, weil noch die Brakteen gescheckt sein können wie bei *Antirrhinum*. Es läßt sich nur, wenn bunt mit grün oder mit weiß verbunden wird, nie entscheiden, ob die an einem Keimling auftretende Buntheit auf den schon vor der Befruchtung bunten Zustand einer Ei- oder Spermazelle oder aber auf die Mischung von grün und weiß erst bei der Befruchtung zurückzuführen ist. Dagegen ließe die Buntheit der Keimzellen sich dadurch nachweisen, daß etwa eine gelbbunte Sippe mit weißem Pollen befruchtet würde; wenn die Eizellen grüne und gelbe Plastiden besitzen, müssen diejenigen Sämlinge, die dazu noch väterliche Chromatophoren erhalten, dreifarbig grün-gelb-weiß gescheckt sein. Von *Oenothera* besitze ich seit kurzem neben verschiedenen weißbunten auch eine gelbbunte Sippe, so daß der Versuch sich hier wohl wird ausführen lassen. Aber Noack hat sogar bei *Pelargonium* vielleicht einen solchen Fall in Händen gehabt. Die Kreuzung albotunicat \times evanidotunicat (*evanidus* ist hellgelbgrün, zu einem hellen Gelblichweiß ausblassend; Noack 1924, S. 71) gab nämlich nicht nur, wie zu erwarten, weiße, gelbe und weißgelb gescheckte Keimlinge (zusammen 81), sondern auch rein grüne (4), grüngelbe (7), einen grünweißen und einen weißgrün-gelb gescheckten Sämling. Noack glaubt, daß infolge der Kreuzung der Zustand der Zygoten so weit verändert worden sei, daß die in der weißen Tunica der Mutter nicht ergrünungsfähigen Plastiden teilweise voll tauglich wurden. Denn er meint, seine Versuche mit der evanidotunicaten Sippe schlossen „die Beteiligung von väterlichen Plastiden, die mit dem Kern in die Eizelle dringen, beim Zustandekommen der Bastardschecken grundsätzlich aus“. Ich glaube vielmehr, daß einer der beiden Eltern, und zwar der Vater, der mit zwei verschiedenen albotunicaten Müttern verbunden wurde, teilweise gemischte Keimzellen besaß. Falls die Entmischung der Plastiden an dem betreffenden evanidotunicaten Klon schon abgeschlossen war, müßte man annehmen, daß nachträglich wieder eine Mischung eingetreten ist, kurz bevor die Pollenkörner gebildet wurden. Wenn, wie wir aus dem Verhalten der verschie-

densten Periklinalehimären sicher wissen, Initialenschichten im Meristem ausfallen können, so ist auch nicht undenkbar, daß Zellen verschiedener Schichten miteinander in Verbindung treten; wer weiß, ob nicht schon durch Plasmodesmen Plastiden aus einer Zelle in die benachbarte treten können. Ohne irgendwelche „Traumen“ geht es ja doch auch bei den Gewebeverdrängungen nicht ab, die z. B. aus *Crataegomespilus Dardari* den *Cr. Asnieresii* und sogar reinen *Crataegus* hervorgehen lassen. Und bei Adventivsproßbildung hat ja Winkler (1934) die von ihm seit lange postulierten, durch vegetative Kernübertritte verursachten Burdonen bei *Solanum* gefunden; er diskutiert sogar die Möglichkeit, daß statt Karyogamie auch „lediglich Übertritt von kernlosem, plastidenhaltigem Protoplasma“ vorkommt (S. 627).

4. Status albotunicatus und Status leucodermis (pseudoleucodermis).

Status leucodermis nennt Correns (1919, S. 824ff.) eine periklinale Weißscheckung, die anatomisch der Albotunicatio entspricht, bei der aber die Farblosigkeit nur über die Mutter weitergegeben wird. Der *leucodermis*-Zustand verhält sich also zur Albotunicatio wie die Albomaculatio zur Paralbomaculatio, und terminologisch einfacher wäre es, den *status leucodermis* als *st. albotunicatus sensu stricto*, die Weißrandigkeit der Pelargonien als *st. paralbotunicatus* zu bezeichnen. Die Umkehrung des *st. leucodermis* nennt Correns (S. 823) *st. leucopyrenus*; in entsprechender Vereinfachung wäre dafür *st. albonucleatus* zu setzen, und für die Weißkernigkeit der Pelargonien *st. paralbomucleatus*. Beschrieben wird die neue Form von periklinaler Panaschierung für *Arabis albida*, *Aubrietia graeca* und *A. purpurea*. Correns hätte hier auch den weißmanteligen Zustand von *Antirrhinum* einreihen müssen, wenn er ihn gekannt hätte, und ebenso alle anderen Fälle, in denen die echte Albomaculatio in Albotunicatio übergeht.

Ob das seltene Auftreten sektorial weißbunter Sämlinge bei *Arabis albida leucodermis* (S. 838, Fig. 5) auf Plastidenübertragung durch den Pollen oder auf Mutation zurückzuführen ist, läßt sich nach der ganz kurzen Angabe nicht entscheiden. Ob aus solchen Sämlingen wieder Periklinalehimären wie die Mutterpflanze hervorgingen, ist nicht mitgeteilt, an der Möglichkeit ist aber nicht zu zweifeln.

Ganz ähnlich ist der *status „albo pelliculatus“*, den Correns (1919, S. 847ff.) von *Mesembrianthemum cordifolium* beschreibt. Die Laub- und Kelchblätter sind hier typisch albotunicat, nur die Subepidermal-schicht der Stengel hat kleine Chloroplasten statt farbloser Plastiden.

Von *status pseudoleucodermis* spricht Correns (1919, S. 832ff.) bei einer Weißmanteligkeit dann, wenn grüner Kern und farblose Subepidermale genotypisch verschieden sind, d. h. wenn die Farblosigkeit des Mantels auf dem Vorhandensein eines (rezessiven) Gens, nicht auf primärem Plastidendefekt beruht. Eizellen und Pollen vererben beide diese Art von Farblosigkeit, die aber bei Kreuzung mit der rein grünen Sippe erst in den rezessiv-homozygotischen *albinotica*-Individuen¹⁾ der F₂ wieder manifest wird.

Diesen Typus beschreibt Correns wieder von *Arabis albida*. Im anatomischen Bau von Blatt und Stengel stimmt er mit dem *status leucodermis* derselben Species völlig überein (S. 824), und diese Tatsache macht uns klar, daß wir bei periklinal bunten Sippen immer mit der Möglichkeit rechnen müssen, daß der Pigmentverlust der blassen Teile genisch bedingt ist; weitaus häufiger scheinen allerdings die Fälle, in denen die Farblosigkeit auf primären Defekten der Plastiden beruht. Auch rein weiße und rein grüne Triebe kommen bei *Arabis albida pseudoleucodermis* vor, nicht anders als bei *leucodermis*; Inversion der Panaschüre scheint hier nicht beobachtet. — Wahrscheinlich gehört auch eine albolute Sippe von *Glechoma hederacea* hierher (Correns 1919, S. 850f.; Anatomie bei Funaoka).

Schon früher ist der gleiche Typus einer Weißrandchimäre von Baur (1910, S. 81ff., Fig. 1) an *Melandrium album* gefunden und genau beschrieben worden. Ein unwesentlicher Unterschied gegenüber der *Arabis* von Correns besteht nur darin, daß der grüne Gewebekern heterozygotisch grün ist. Ebensoleche Periklinalchimären mit heterozygotischem Kern erwähnt Baur (1923, S. 193) von *Antirrhinum*.

Der *status chlorotidermis* der *Arabis albida* unterscheidet sich von den beiden weißmanteligen Formen dadurch, daß das subepidermale Mesophyll nicht ganz farblos, sondern blaßgrün ist (Correns 1919, S. 842ff.); die Umkehrung ist *status chlorotipyrenus* benannt. Die blasser Färbung soll wieder genisch verursacht sein.

Da der Terminus *leucodermis* in dem Sinn, den Correns ihm gegeben hat, frei geworden ist, dürfte es geraten sein, *st. leucodermis* für den Corrensschen *st. pseudoleucodermis* zu setzen. *Status chlorotidermis* schließt sich dann konsequent an, ebenso der *st. aureodermis* (besser *chrysodermis*), den Noack von *Pelargonium zonale* var. Mrs. Pollock

1) „*Albina*“ nennt Correns (1919, S. 856) nur die durch Plasma- bzw. Plastiden-erkrankung farblosen Sippen, und es wäre wünschenswert, daß diese nomenklatorische Unterscheidung zweier wesensverschiedener Erscheinungen allgemein angenommen würde.

beschreibt, mit homozygotisch grünem Kern und heterozygotisch gelb-grünem Mantel (1924, S. 46ff., besonders S. 48; 1925, S. 57). Die Umkehrung des — *dermis*-Zustands wäre dann immer der — *pyrenus*-Zustand.

Correns hat für diese Fälle der Periklinalstruktur vom — *dermis*-Typus die chimärische Verbindung zweier stabiler Sippen, einer grünen *typica* mit einer *albinotica*, ebenso wie vor ihm Baur, als sicher angenommen. Noack will auch hier einen indifferenten labilen Zustand, und zwar eines Farbstoffgens, am Vegetationspunkt voraussetzen; „aus noch unbekannten Gründen werden dabei die peripheren Partien vorzugsweise heterozygotisch und somit aureafarbig, die zentralen homozygotisch und grün“ (1924, S. 73). Und Noack meint, daß bei *Arabis albidula pseudoleucodermis* „ganz entsprechende Verhältnisse vorliegen“. Nun ist der Mantel des gelbrandigen *Pelargonium* zufällig heterozygotisch, und das regelmäßige Umschlagen von Aa in AA ließe sich bei der Determinierung des grünen Kerns zur Not noch glaubhaft machen; ebenso bei Baur's *Melandrium* und *Antirrhinum* das Umschlagen von dem grünen Aa des Kerns zu dem farblosen aa der Haut, nur daß „aus unbekannten Gründen“ hier die peripheren Partien homozygot würden und die inneren heterozygot blieben. Bei *Arabis alb. pseudol.* dagegen ist der Mantel homozygot rezessiv und der Kern, wie das Verhalten der rein grünen Triebe zeigt, homozygot dominant; hier wäre das Umschlagen infolge von Mutation schwerer zu verstehen. Aber Noacks Annahme schon für das gelbrandige *Pelargonium* ist so unwahrscheinlich, daß ihr wohl noch niemand zugestimmt hat. Das Vorhandensein diplochlamyder Periklinalchimären, deren Komponenten verschiedene Chromosomenzahl haben, läßt sich nun einmal nicht wegdisputieren, und deshalb besteht gar kein Grund, für solche Gebilde, deren Komponenten sich in den experimentell prüfbar Zuständen in einem Gen unterscheiden, einen labilen Status des Vegetationspunktes anzunehmen.

Die Entstehung des *status leucodermis*, wie wir ihn jetzt definieren, hat Baur schon klar dargestellt (1910, S. 85). In einer in einem Chlorophyllfaktor schon heterozygoten Sippe entsteht durch Mutation zum homozygot-rezessiven Zustand ein weißer Bezirk, und von da ist es zur weiß-über-grün-Chimäre nur noch ein Schritt. Gewöhnlich wird die Mutation, wenn sie zunächst in einer einzigen Zelle eintritt, erst zu sektorialer Buntheit führen, die sich unter Umständen lange erhalten kann. Nur wenn die Mutation wegen hoher Labilität des betreffenden Gens häufig vor sich geht, wird sich ein unregelmäßig gefleckter Zustand einstellen können. In beiden Fällen können wir die Buntheit vor der

Erreichung des periklinalen *leucodermis*-Zustands als status *leucograptus*¹⁾ bezeichnen.

Der Fall der *Arabis albida* (*pseudo*-)*leucodermis* wird wohl nicht ursprünglich, sondern abgeleitet sein. Vielleicht war der Kern zuerst auch heterozygotisch grün, ist aber, als die Periklinalechimäre mit homozygotisch-rezessivem Mantel schon konstituiert war, zum dominant-homozygoten Zustand zurückmutiert. Ebensogut aber kann die Haut, bei Homozygotie des Kerns, ihren Zustand durch zwei Mutationsschritte erreicht haben. In der Noackschen *aureodermis*- Sippe von *Pelargonium* konnte schon der erste Mutationsschritt sichtbar werden, weil Aa sich von AA deutlich unterscheidet.

5. Bastardscheckung als Wirkung der Plastiden, nicht des Plasmons.

Correns (1928, S. 152) schreibt in bezug auf die Laubfärbung der Artbastarde in der Gattung *Oenothera*: „Neben dem Zustand der Plastiden, gesund oder krank, in dem sie mit dem Spermakern übertragen werden, spielt ihre Fähigkeit, im fremden Plasma zu ergrünen oder nicht, eine sehr wichtige Rolle“, und ebenso von Dahlgrens *Geranium*-Bastarden: „Es spielt also hier einerseits die direkte Übertragung, andererseits das spezifische Verhalten des Plasma eine Rolle. Letzteres scheint mir das Wichtigere zu sein, und so führe ich Dahlgrens Versuch hier auf und nicht bei der Besprechung der *Pelargonium*-Periklinalechimären. . . Die Plastiden normal grüner Pflanzen ergrünen aber zuweilen nach einer Bastardierung überhaupt nicht, auch die der Mutter eigenen nicht. Letzten Endes kann daran nur der Bastard-Chromosomensatz schuld sein, entweder direkt oder auf dem Umweg über das Plasma. Das geht also noch über das Verhalten des *Geranium bohemicum*-Bastardes hinaus, wo nur die väterlichen Plastiden im Plasma der Eizelle nicht ergrünen können.“ Wohl auf Grund dieses Urteils von Correns überschreibt de Haan (1933, S. 383) einen Abschnitt „Plasmon action“ und sagt dort u. a.: „Renner (1925) assumes that the plastids do not change through their connection with the alien plasm, i. e. that they will again function normally, when taken back again to the original plasm.“ In Wirklichkeit habe ich ausgesprochen, daß „die Beschaffenheit der Plastiden durch das Zusammenleben mit sippenfremden Genomen nicht verändert wird“ (1925, S. 7). An einer anderen Stelle (1929, S. 30) habe ich allerdings der Vollständigkeit halber von „Zusammenleben mit artfremden Genomen

1) Das Wort ist als Übersetzung von *albopictus* gewählt, weil *albomaculatus* sich nicht bequem ins Griechische übersetzen läßt.

und Cytoplasmen“ gesprochen, und mitunter habe ich auch „Plasma“ im Sinn von Cytoplasma + Plastiden gebraucht (z. B. 1929, S. 31), weil die Plastiden ja doch gewöhnlich mütterlicher Herkunft sind. Aber der Satz: „Ob rein cytoplasmatische Unterschiede außerhalb der Plastiden bei den *Oenotheren* öfter vorkommen, ist noch unsicher“ (1929, S. 31) spricht, glaube ich, die Meinung, die ich noch heute habe, deutlich genug aus.

Der Komplex *curvans* z. B., von *Oenothera muricata*, gibt mit den Komplexen *flavens*, *gaudens*, ^b*Hookeri*, *rubens* blasse, nicht lebensfähige Sämlinge, wenn *O. muricata* Vater ist und *O. suaveolens*, *Lamarckiana*, *Hookeri*, *biennis* als Mütter dienen. Es sind also die mütterlichen Plastiden, die im arteigenen Plasma mit den *curvans* enthaltenden Bastardkernen nicht ergrünen. Einige Individuen dieser Bastarde zeigen aber grüne Flecken, die von väterlichen Plastiden herrühren müssen; es sind also die väterlichen Plastiden, die im artfremden Plasma mit dem Bastardkern ergrünen. In den reziproken Kreuzungen, wenn die *curvae* als metakline Bastarde aus *O. muricata* als Mutter gewonnen werden, sind die Verbindungen von *curvans* mit *flavens*, *gaudens*, ^b*Hookeri*, *rubens* schön grün und teilweise, durch eingeschleppte Pollenplastiden, weißscheckig. Hier ergrünen allerdings die mütterlichen Plastiden im arteigenen Plasma, und die väterlichen Plastiden bleiben im artfremden Plasma blaß. Aber die Gruppe der Kreuzungen mit *O. muricata* als Vater zeigt klar, daß es auf das Cytoplasma hier gar nicht ankommt, und auch nicht auf die Herkunft der Plastiden, ob mütterlich oder väterlich, sondern nur auf die Qualität der Plastiden, auf ihr funktionelles Verhältnis zum Bastardkern: daß der Kern „auf dem Umweg über das Plasma“ einwirkt (Correns), ist sehr wohl möglich, aber das Plasma wirkt nicht differenzierend. Darüber unten noch mehr. Und genau dieselben Scheckungserscheinungen zeigen die Bastarde der genannten Arten, wenn statt *O. muricata* die *O. cruciata* verwendet wird: *flaviflora*, *rubiflora*, *flexilata* sind weiß und mitunter grünfleckig, wenn *O. cruciata* Vater ist: sie sind grün und meist weiß gescheckt, wenn *O. cruciata* die Eizellen liefert.

Man könnte vor diesen Tatsachen die Annahme einer differenzierenden Plasmonwirkung dadurch retten, daß man erklären würde: nur in den grünen, teilweise weißbunten Bastarden überwiegen die mütterlichen (grünen) Plastiden, die väterlichen (farblosen) treten zurück; in den weißen, teilweise grünbunten Mischlingen machen die väterlichen (farblosen) Plastiden sich so breit, daß sie gewöhnlich die mütterlichen (grünen) ganz verdrängen. Das war schon bisher höchst unwahrschein-

lich, und die Erfahrungen mit albomaculaten Sippen, von denen unten berichtet wird, bestätigen die sich von selber anbietende Annahme, daß in jedem Paar der genannten reziproken Kreuzungen die jeweils vorherrschenden Plastiden die mütterlichen sind. Die albomaculaten Sippen besitzen Plastiden, die krank und unter allen Umständen farblos sind, neben gesunden grünen, die bei Verbindung innerhalb der Sippe immer grün bleiben. Nun gibt grün \times weiß im wesentlichen grün und wenig weiß, und weiß \times grün gibt im wesentlichen weiß und wenig grün: die überwiegende Plastidensorte stammt hier immer ohne jeden Zweifel von der Mutter.

Bei *Oenothera* habe ich seit meiner ersten Mitteilung (1921) Hunderte von Kreuzungen beobachtet, in denen Bastardscheckung vorkommt, und über einen Teil des Materials ist ziemlich ausführlich berichtet (1924, 1925, 1927, 1929; mit Hoepfener 1928, 1929; mit Cleland 1933; dazu Krumbholz 1925; Rudloff 1930; Mickan 1935; Oehlkers 1921 und Gerhard 1929 beobachteten nur blasse Sämlinge, keine Schecken; Sturtevant 1931 berichtet über blasse Sämlinge, nicht über Schecken; Cleland 1932 fand auch Schecken. Bei *Eu-Oenothera* hat Oelkrug (1934, S. 23) erst in der Nachkommenschaft von *O. Berteriana* \times *mollissima*, nicht in der F_1 , also infolge von Faktorenaustausch (vgl. Krumbholz, S. 198), häufig Schecken angetroffen.

Der erste genau analoge Fall nach *Oenothera* ist von Dahlgren (1923, 1925) für *Geranium bohemicum* \times *deprehensum* und reziprok beschrieben worden. Während der Autor zuerst, wie Correns noch 1928, annahm, daß die farblos bleibenden Plastiden von *G. deprehensum* sich in dem Plasma der Mutter *G. bohemicum* nicht normal entwickeln können, hat er sich dann meiner Deutung angeschlossen, „daß die Plastiden, die von der einen Elternpflanze herrühren, durch die Bastardkerne in der Weise modifiziert werden, daß sie die Ergrünungsfähigkeit einbüßen“. Der Ausdruck „modifiziert“ sagt genau, was ich meine; ich habe ihn nur vermieden, weil wir sonst unter Modifikation eine Beeinflussung verstehen, die nicht vom Genom ausgeht, und weil in diesem gewöhnlichen Sinn bei gegebenem Genom die Plastidenfarbe durch Einflüsse der Ernährung, durch Licht usw. „modifiziert“ wird. Aber für die Plastiden einer Zelle gehört der Zellkern, wenn wir wollen, schon zur „Umwelt“, und deshalb läßt sich die Bezeichnung Modifikation rechtfertigen. Wenn wir die Plastiden für sich betrachten, können wir sie sogar in einer mendelnden *aurea*- oder *albinoctica*-Sippe als nur phänotypisch verändert ansehen (R. 1934, S. 261).

Wie Chittenden (1927, S. 404) mitteilt, hat Newton in unveröffentlichten Versuchen bei gewissen *Geranium*-Kreuzungen den einen

Bastard grün, den reziproken bunt gefunden; ich möchte meinen, daß auch an dem grünen gelegentlich Spuren von Scheckung zu finden sein werden¹⁾.

Die in der nächstverwandten Gattung *Pelargonium* vorkommende Bastardscheckung (L. Smith 1915, nach Chittenden 1927, S. 397, 404) wird wohl vom selben Typus sein. In der Kreuzung *P. denticulatum* \times *P. filicifolium* sind alle Individuen der F_1 gescheckt; in Kreuzungen mit *P. citriodorum* als Mutter soll erst in F_2 Buntblättrigkeit auftreten, wie oben für *Eu-Oenothera* berichtet.

Daß die bunten Rassen von *Pelargonium zonale*, das ein komplizierter Artbastard ist, ihre Buntheit einer Artkreuzung verdanken — auf diese Möglichkeit weist Chittenden (1927, S. 403) hin, und auch Ufer (1934, S. 271) versucht bei *Pelargonium* „den Anteil der Artkreuzung an der Entstehung von Schecken zu ermitteln“ —, ist mir nicht wahrscheinlich. Die Plastidenmutation ist ja in allen Verwandtschaftskreisen so häufig, daß sie auch bei *Pelargonium* vorkommen wird. Aber undenkbar ist es natürlich nicht, daß die blassen Plastiden der einen oder anderen Varietät die mit den Mischgenomen des homozygot gewordenen Kreuzungsprodukts nicht ergrünungsfähigen Chromaphoren einer der Stammelterarten sind.

Als weitere Gattung, in der Bastardscheckung öfter vorkommt, ist *Hypericum* bekannt geworden. Das Verhalten der Kreuzungen zwischen *H. acutum* und *H. quadrangulum* ist aus einem bald zu erörternden Grund noch unklar (vgl. Farenholtz 1927, dazu Renner 1929, S. 15, 31; Noack 1934, S. 34; Herbst 1935, S. 240, 247, 253). Aber die Bastarde zwischen *H. acutum* und *H. montanum* (Noack 1931; Herbst) sind nach meiner Meinung genaue Analoga zu *Oenothera*, von einer bald zu erörternden Komplikation abgesehen. Der Mischling *H. mont.* \times *acut.* ist grün und selten sektorial weißscheckig, der reziproke Bastard *H. acut.* \times *mont.* ist immer stark weißbunt, meist sektorial, selten periklinal mit sehr breitem Weißrand der Blätter. Daraus ist mit Herbst zu schließen: Die Plastiden des *H. acutum* werden in den beiden Bastarden blaß, die des *H. montanum* werden grün, und diese vermehren sich außerdem viel stärker als die des *H. acutum*, auch im *acutum*-Plasma. Ein ähnliches Beispiel ist mir von *Oenothera cruciata* \times *biennis* bekannt. Der Bastard, der die Konstitution *pingens-rubens* hat, ist in der Mehrzahl der Individuen gelbbunt, einzelne Pflanzen sind so gelb, daß sie kaum zu leben vermögen. Auch hier vermehren sich die mit dem Pollen eingeführten

1) Mir selber ist es bis jetzt nicht geglückt, eine lebensfähige Artkreuzung in der Gattung *Geranium* herzustellen.

biennis-Plastiden im artfremden Plasma neben den dort angestammten Plastiden erstaunlich ausgiebig, trotzdem sie mit dem Bastardkern nicht funktionsfähig werden. Bei *Hypericum acutum* \times *montanum* sind die eingepflichten Plastiden wenigstens die gesund bleibenden, die zurückgedrängten mütterlichen die krank werdenden. Die beiden reziproken *Hypericum*-Bastarde sind durchaus mit den Kreuzungen zwischen grünem und weißem *Pelargonium zonale* zu vergleichen, in denen Grün vor Weiß immer weit bevorzugt ist: grün \times weiß gibt fast nur grün, wenig bunt, kein weiß; weiß \times grün gibt auch fast kein weiß, aber grün und bunt in wechselndem Verhältnis, mitunter sogar mehr grün als bunt (so bei Roth 1927, S. 136; bei Noack 1924 und 1925 meist umgekehrt).

Echte Scheckung scheint nach den Angaben von Noack (1934, S. 47ff.) auch bei den Bastarden zwischen *Hypericum hirsutum* und *H. pulchrum* vorzukommen. Die Kreuzung *H. hirs.* \times *pu.* lieferte neben rein grünen Sämlingen bis zu 10%, die reziproke bis zu 72% „Schecken“, worunter Noack Pflanzen mit wohl getrennten grünen und farblosen Arealen versteht; auch von einigen Exemplaren ist die Rede, „die in allen ihren Teilen makroskopisch fast weiß waren“. Vermutlich waren dies *pu.* \times *hirs.*-Bastarde, und die nicht ergrünungsfähigen Plastiden dürften die von *H. pulchrum* sein. Auch eine Art von Buntheit ist beobachtet, die nach Noack nur an den *status albotunicatus* erinnert, nach meiner Meinung aber wirklich Albotunicatio darstellt (Fig 2, *pu.* \times *hirs.*). Daß in dem blassen Mantel, der den grünen Kern der Blätter überzieht, die Chloroplasten teilweise nicht ganz farblos, sondern hellgrün sind, spricht nicht gegen den echt periklinalen Bau. Von größtem Interesse ist die Mitteilung des Autors (S. 49), „daß diese weißrandigen Blätter vielfach am Rand und auf der Unterseite an den Nerven kräftige haarartige Papillen aufwiesen (*hirs.* ist behaart!), die den normal ausgebildeten Exemplaren stets fehlen“. Es könnte ja sein, daß unter der Wirkung der blaß bleibenden Plastidensorte die morphogenetischen Eigenschaften der Epidermis verändert werden. Freilich wäre es seltsam, wenn gerade die *pulchrum*-Plastiden, als die ich die blassen ansprechen zu müssen glaube, den *hirsutum*-Charakter prävalent werden ließen. — Bei anderen *Hypericum*-Kreuzungen, z. B. denen zwischen *H. acutum* und *quadrangulum* und zwischen *H. montanum* und *quadrangulum* sind ebenfalls grün-weiß gescheckte Sämlinge gefunden (Noack 1934, S. 34, 40; Herbst S. 245, 247ff.). Wieviel davon auf Plastidentmischung zurückzuführen ist und wieviel Modifikationsbuntheit darstellt, ist nicht klar (vgl. unten S. 241).

Endlich ist Scheckung mit typischen reziproken Unterschieden bei den Mischlingen zwischen *Silene otites* und *pseudotites* gefunden worden durch Newton (1931, S. 111), und der Autor weist auf die Übereinstimmung mit *Oenothera* hin (S. 114). Die Kreuzung *S. ot.* \times *ps.* liefert gelbliche, selten grünscheckige Keimlinge, die dann zu sektorialbunten Pflanzen werden können; in der reziproken Verbindung *ps.* \times *ot.* sind die Bastarde grün und haben selten einzelne sektorial gelbscheckige Blätter.

Was die Scheckung bedeutet, die Pellew (1917) in Kreuzungen zwischen *Campanula carpathica* und *C. pelviformis* gefunden hat, ist nicht recht klar.

East (1934, S. 410) spricht sich dahin aus, meine Deutung sei nicht „necessarily incorrect“, aber er könne in den Tatsachen nichts finden, was gegen die Annahme von Genwirkung spreche. Wenn er weiter (S. 411) von „unexplained reciprocal differences“ spricht, so gibt er dem nach meiner Kenntnis der Erscheinungen springenden Punkt des Problems zu wenig Gewicht. Die reziproken Unterschiede bei der Bastardscheckung sind es, die die Annahme spezifischer Plastidenqualitäten in den betreffenden Artengruppen nötig machen. Diese Unterschiede bestehen meistens ausschließlich in den Mengenverhältnissen zwischen grünen und blassen Plastiden und sind bei der verschiedenen Beschaffenheit von Eizelle und Samenzelle ohne weiteres verständlich, aber auch nur aus dieser Verschiedenheit ohne Zwang zu erklären.

6. Chlorophylldefekte Bastarde mit homogener Laubfärbung.

Auch bei reichlicher Plastidenübertragung durch den Pollen kann ein Bastard nicht gescheckt erscheinen, wenn der Bastardkern beide Plastidensorten gleichermaßen ergrünen läßt. Das gilt einmal für die Bastarde mit normalgrünem Laub (wie z. B. für alle drei bzw. vier Bastarde zwischen *Oenothera Lamarckiana* und *O. biennis*, aber auch für hunderte von anderen *Oenothera*-Kreuzungen) und zweitens für den Fall, daß in beiden reziproken Kreuzungen die Plastiden sich nicht voll anfärben, wie in der *rubiflava* aus *O. biennis* \times *O. suaveolens* und reziprok, die immer gelbgrün ist. Daß auch in diesen Fällen, wie natürlich auch bei Bestäubung innerhalb der Art, Pollenplastiden ins Ei übertreten, ist nicht zu bezweifeln, die väterlichen Plastiden differenzieren sich nur nicht äußerlich von den mütterlichen. Aber durch geeignete Kreuzungen kann man es deutlich machen, daß z. B. der Bastard *O. (cruciata* \times *Lamarckiana*) *pictilaeta* in einzelnen Individuen bzw. Teilen von Individuen Plastiden

trägt, die dem Vater und nicht der Mutter entstammen: bei Bestäubung eines solchen Zweiges mit dem Pollen der *O. cruciata* werden sowohl die restituierte *cruciata* = *pingens* · *flectens* wie die *flexilacta* = *gaudens* · *flectens* weiß und teilweise grünscheckig, während sie gewöhnlich, d. h. wenn der Bastard *cruciata*-Plastiden besitzt, beide rein grün sind. Über andere Beispiele wurde schon 1924 (S. 321f.) berichtet.

Wo Plastidenübertragung durch den Pollen unterbleibt, kann Scheckung vom *Oenothera*-Typus nicht auftreten. Und wenn ein so entstandener Bastard (homogen) chlorophylldefekt erscheint, werden wir die Störung der (mütterlichen) Plastiden dem Bastardkern zuschreiben, nicht dem Plasma¹⁾, weil die Plastiden in ihrem angestammten plasmatischen Medium verbleiben. Wenn also de Haan (1933, S. 384) die nach Mangelsdorf und East (1927) blassen Sämlinge der Kreuzungen *Fragaria vesca* × *elatior* (S. 314) und *Fragaria vesca* × *Potentilla nepalensis* (S. 322) unter „plasmon action“ aufführt, so ist das nicht gerechtfertigt. Falls dann zwei reziproke Bastarde sich in der (homogenen) Laubfärbung unterscheiden, kann, bei gleicher Konstitution der Bastardkerne, der Farbunterschied auf verschiedener Qualität der Plastiden oder des Plasma oder beider Komponenten beruhen. Eine Andeutung reziproker Verschiedenheit hat Correns (1928, S. 53) bei der Kreuzung von *Campanula medium* und *C. mirabilis* gefunden. Die Sämlinge sind in beiden reziproken Verbindungen blaßgrün und nur kurze Zeit lebensfähig, aber „immerhin waren die Pflänzchen, bei denen der Bastardechromosomensatz im Mediumplasma lag, etwas lebensfähiger als jene, wo er sich im *Mirabilis*plasma befand“. Ausgesprochene Unterschiede gibt Fischbach (1933) für die beiden Bastarde zwischen *Linum hirsutum* und *L. viscosum* an. Beide Mischlinge erzeugen bei tiefer Temperatur, im Frühjahr und Herbst, blasses Laub, aber „*L. hirs.* × *viscos.* war ausgesprochen weiß, *L. visc.* × *hirs.* dagegen gelbgrün“ (S. 239). Sogar im voll ergrünzten Zustand soll die Laubfarbe der beiden reziproken Bastarde etwas verschieden, und zwar jeweils der Farbe der Mutter genähert sein. Daß solche reziproken Unterschiede sich bei genauem Zusehen öfter werden finden lassen, ist zu erwarten. Aber die Entscheidung, ob daran wesentlich Differenzen in der Qualität der Plastiden oder in der Konstitution des Cytoplasma beteiligt sind, ist nicht zu treffen²⁾.

1) In der oben (S. 238) erwähnten Arbeit kommt East (1934, S. 411) zu demselben Urteil.

2) Anmerk. bei der Korrektur. Schwemmler berichtet in einer kurzen Mitteilung („Die Rolle des Plasmas für die Vererbung“, Der Erbarzt 1935, S. 179–185), daß *Eu-Oenothera Berteriana* × *odorata* grün und kräftig, der reziproke Bastard

7. Modifikative Variegation bei Bastarden und Modifikation der Färbung von albina-Sippen.

Wenn der Plastidenapparat in einem Bastard gestört ist, kann der Grad der Störung von einer Pflanze zur anderen und von einem Glied zum anderen weit schwanken. Bei *Oenothera* kommt es nicht selten vor, daß die Kotyledonen blaß grün sind und die Laubblätter, wenn sie besser ergrünen, wenigstens in gewissen Teilen blaß bleiben, am



Fig. 3. *Hypericum quadrangulum* \times *polyphyllum*. Blätter teilweise mit Rand- oder Spitzenpanaschüre. Aus den Kulturen von W. Herbst.

häufigsten an den Spitzen, aber mitunter auch in einer Zone unter der Spitze, oder am seltensten im Mittelfeld zu beiden Seiten des Mittelnervs (B B Pstr R-*flavicurva*, vgl. R. 1925, S. 89); auch ganz unregelmäßige Fleckung der Blätter ist beobachtet. Die helleren Teile können blaß grün, doch auch grell gelb oder fast weiß sein, so daß die Buntheit des Laubs an die durch Plastidenentmischung hervorgerufene Scheckung erinnert, aber die Grenzen zwischen den grünen und den blassen Bezirken sind bei den Formen, die ich „nicht gescheckt, sondern undeutlich oder verwaschen fleckig“ nenne (R. 1924, S. 316), ganz unscharf, im Gegensatz zu der sehr bestimmten Grenzföhrung bei der echten Scheckung. Sektoriale Anordnung der verschieden gefärbten Areale fehlt natürlich bei der Fleckung, so wie bei den echten Schecken die bei der Fleckung so häufige Spitzenpanaschierung, also Querzeichnung, niemals vorkommt.

Mangelsdorf und East (1927) geben an, daß die winzigen Blätter des sehr schwachen Bastards *Fragaria vesca* \times *Duchesnea indica* „present a characteristic mottled appearance, due apparently to some abnormality in chlorophyll distribution“ (S. 322). Und Fischbach (1933) findet

od. \times *Bert.* in F_1 schwach und blaß ist, sich aber im Lauf der Generationen kräftigt. Ob diese Veränderung, die wohl vom Zellkern ausgeht, primär das Cytoplasma oder die Plastiden trifft, ist vorderhand nicht zu entscheiden. Die Erscheinung ist sicher von höchstem Interesse.

bei den schon erwähnten Mischlingen zwischen *Linum hirsutum* und *L. viscosum* „im durchscheinenden Lichte selbst die älteren, ganz grün aussehenden Blätter mit hellen Arealen mosaikartig durchsetzt“ (S. 210).

Besonders auffällig sind die Schwankungen der Laubfärbung bei *Hypericum*-Bastarden. Wie Noack (1931, 1932, 1934) ausführlich beschreibt (und mein Schüler Herbst an anderem Material bestätigen konnte), variiert bei den Mischlingen *H. acutum* \times *montanum* und *H. mont.* \times *ac.* die Laubfarbe zwischen normalem Grün und völliger Farblosigkeit. Die in den Sämlingen immer angedeutete Störung der Plastidenfunktion kann sich hier also bald ganz verlieren, bald zu völligem Pigmentschwund führen, dies vor allem an den Blattspitzen und Blatt-rändern (vgl. Fig. 3), und zwar vollzieht sich diese Schwankung in den typischen Fällen in periodischem Wechsel, so daß „drei bunte Stadien von zwei grünen unterbrochen werden“ (Noack 1931, S. 99). Sowohl in den besser grünen wie in den blassen Anteilen schwankt die Färbung oft auf kleiner Fläche, so daß die Buntheit im allgemeinen den Charakter eines gröberen oder feineren Mosaik zeigt (vgl. Noack 1931, S. 87, Fig. 7, Fig. 8; Herbst Fig. 5); selbst in dem Raum einer einzigen Zelle können sich verschieden gefärbte Chloroplasten finden.

Buntheit desselben Typus findet sich auch in anderen Artkreuzungen in der Gattung *Hypericum*, so bei *H. acutum* \times *quadrangulum* (bei Herbst häufig, S. 240ff.; bei Noack 1934, viel schwächer und seltener als bei Herbst in der F_1 , S. 34, dafür zu 21% in der F_2 aus Selbstbestäubung, S. 60) *quadrangulum* \times *acutum* (viel seltener; Herbst S. 247; Noack in F_1 S. 34, in F_2 S. 60); *hirsutum* \times *pulchrum* und *pulchrum* \times *hirsutum* (Noack 1934, S. 48: „bisweilen verwaschen bunte Panaschüre“; ob die gewöhnliche „Scheckung“ anderer Art ist, geht aus der Beschreibung hier nicht klar hervor); *montanum* \times *quadrangulum* (Noack 1934, S. 40ff.; Herbst S. 245f. „Mosaikpanaschüre“); *quadrangulum* \times *montanum* (Noack S. 40ff.; Herbst S. 247ff. „Mosaikpanaschüre“); *quadrangulum* \times *perforatum*, *quadr.* \times *polyphyllum*, *quadr.* \times *rumelianum* (alle drei nach Herbst S. 250f.).

Noack hat von den genannten Bastarden besonders die zwischen *Hypericum acutum* und *H. montanum* sehr sorgfältig untersucht und so genau beschrieben, daß eigene Beobachtung das Bild kaum mehr plastischer machen kann. Er hat auch die oben (S. 237) erwähnte sektoriale (selten periklinale) „Scheckung“ mit scharf begrenzten Arealen von der „verwaschenen Buntheit“ nach dem äußeren Bild wohl unterschieden.

Aber während er die beiden Erscheinungen für wesensgleich hält und die Annahme einer Plastidenentmischung auch für die sektoriale Scheckung bei *Hypericum*, wie er ja grundsätzlich tut, verwirft, bin ich überzeugt, daß in der Variegation dieser Bastarde zwei wesensverschiedene Phänomene sich neben- und übereinander lagern (vgl. auch Herbst).

Bei Artkreuzungen in der Gattung *Rhododendron* hat Noguchi (1932) sehr oft Chlorophylldefekte angetroffen, besonders häufig, wenn die gekreuzten Arten verschiedenen Sektionen angehören, z. B. bei *Rh. japonicum* als Vater und *Rh. obtusum*, *transiens*, *mucronatum* als Müttern (S. 121). Neben einfarbig weißen, gelben, blaßgrünen Sämlingen kommen auch „variegata“ vor, und nach der Fig. 9 der farbigen Tafel handelt es sich dabei um eine teilweise sektoriale Grün-Weiß-Scheckung der Kotyledonen. Der Vergleich reziproker Kreuzungen (z. B. *Rh. serpyllifolium* \times *Rh. Kaempferi* und reziprok, *Rh. obtusum* \times *transiens* und reziprok, S. 115) erlaubt aber kein klares Urteil darüber, ob nur modifikative Variegation vorliegt oder auch Plastidenentmischung dazu kommt wie bei *Hypericum*. Man müßte auch ermitteln, wie sich die Buntheit bei der weiteren Entwicklung der Mischlingspflanzen verhält.

An die modifikativ gescheckten Artbastarde ist am ehesten der von Darlington (1929) bei *Vicia faba* beobachtete Fall anzuschließen, wo der Bastard (V v) zwischen einer grünen (V V) und einer albinotischen (v v) Rasse unregelmäßig weißbunt ist und selbst die vv-Individuen im Winter grün werden können.

Die lebensunfähigen Sämlinge der albomaculaten und albotunicaten Formen sind mitunter völlig weiß (*albina*-Typen, Correns), so bei *Pelargonium*, *Arabis*, oder aber sie sind bei der Keimung hellgrün oder gelb und blassen erst nachträglich aus (*expallescens*, Correns 1919, S. 851), so bei *Mesembrianthemum*, *Stellaria*, *Senecio*, *Antirrhinum*. Ähnlich verhalten sich die blassen Teile der variegaten Sprosse, und es ist allgemein bekannt, daß das Ausbleichen durch helles Licht begünstigt wird. In schon ausgebleichenen Organen kann die Pigmentbildung durch Schwächung des Lichts sogar wieder hervorgerufen werden. So wird von weißrandigen Pelargonien angegeben, daß ihre weißen Teile im Winter regelmäßig wie von einem grünen Hauch überlaufen werden („irration“, Chittenden 1925, S. 46), und bei *Pelargonium* „Freak of Nature“ bekommen die weißen Mittelfelder der Blätter im Winter ein fleckig hellgrünes Aussehen (Noack 1930, S. 310). Man wird also die in vielen Stufen abgewandelte Fähigkeit der defekten Plastiden, Farbstoffe zu bilden, bei Kultur in nicht zu hellem Licht vergleichen müssen.

8. Plasmawirkung bei der Chloroplastenfärbung der Bastarde.

Von einer differenzierenden Wirkung des Plasmons, wie es Correns und de Haan tun, kann nur dann gesprochen werden, wenn ein und dieselbe Plastidensorte mit dem gleichen Bastardkern in verschiedenen Cytoplasmen verschiedene Färbung annimmt. Bedingung für ein solches Phänomen ist natürlich Übertragung von Plastiden durch den Pollen. Bei *Oenothera* waren mir in die Augen fallende Unterschiede dieser Art vor 10 Jahren nicht bekannt (R. 1924, S. 335), und ich habe bis heute nichts davon wahrgenommen. Die Verbindung *rubens* · *flavens* z. B. ist homogen gelbgrün, wenn sie unmittelbar durch Kreuzung von *O. biennis* und *O. suaveolens* gewonnen wird, einerlei, welche Art dabei als Mutter dient. Im erwachsenen Zustand erschien die *rubiflava* aus *O. suaveolens* × *O. biennis* vielleicht etwas kräftiger als die reziproke (R. 1917, S. 172), aber 1935 war das Verhältnis in den Keimschalen umgekehrt, und im Freiland konnte ich keinen deutlichen Unterschied finden. Man müßte die beiden Mischlinge von der Keimung an unter genau gleichen Bedingungen erziehen, etwa in abwechselnden Reihen, um ein sicheres Urteil zu gewinnen. Sollten sie sich wirklich als (homogen) verschieden gefärbt erweisen, so würde das besagen, daß beide Plastidensorten — Übertragung väterlicher Plastiden kommt ja doch sicher vor — sich in dem Plasma der *O. biennis* anders färben als in dem der *O. suaveolens*.

Von *Oenothera*-Bastarden, die in der Laubfärbung reziprok stark verschieden sind, gilt dasselbe: das Plasma ist ohne auffällige Wirkung. Die Kombination *flavens* · *curvans* z. B. ist im wesentlichen farblos, wenn sie aus *O. suaveolens* gewonnen wird, also Plastiden und Plasma von *O. suaveolens* bekommt, und sie kann partiell ganz normal ergrünen, wenn der Pollen *muricata*-Plastiden ins *suaveolens*-Plasma mitbringt. Entsteht dieselbe Kombination als metakliner Bastard aus *muricata* × *suaveolens*, erhält sie also Plastiden und Plasma von *muricata*, so ist sie im wesentlichen grün, aber sie kann weißscheckig sein, wenn in das *muricata*-Plasma *suaveolens*-Plastiden eingimpft werden. Die auf reziproke Weise entstandenen Shecken sind, soweit bis jetzt beobachtet, in den Farbtönen nicht verschieden, weder im Grün noch im Weiß. Und dasselbe gilt für *rubens* · *curvans*, für *flavens* · *flectens*, für *rubens* · *flectens* u. a. Daß sorgfältigere Vergleichung noch geringe Unterschiede wird aufdecken lassen, ist mir gar nicht unwahrscheinlich. Aber auch wenn solche Unterschiede gefunden würden, könnte die Sheckung als solche nicht als Plasmonwirkung angesprochen werden: es sind

die von verschiedenen Arten stammenden Plastiden, die sich in einem und demselben Plasma und mit einer und derselben Genomkombination verschieden färben.

In der Gattung *Hypericum* dagegen wird über einen Fall von Plasmawirkung berichtet. In den beiden Bastarden zwischen *H. acutum* und *montanum* sind nur die *montanum*-Plastiden ergrünungsfähig, und auch sie zeigen die hohe Störbarkeit, die in der periodischen Panaschierung zum Ausdruck kommt. Dient *H. montanum* als Mutter, so ist diese Panaschüre nach Noack (1931, z. B. S. 90; bei Herbst waren die Unterschiede nicht auffällig) wesentlich stärker als bei der Gegenkreuzung. Hier ginge also die Störung der Plastiden im angestammten Plasma weiter als im artfremden, was ja überraschend, aber doch theoretisch nicht unmöglich erscheint. Durch das Zusammenwirken mit dem artfremden Genom wird eben ein ganz neues System geschaffen.

Mein Schüler Herbst hat für die in reziproken Verbindungen verschieden häufige „*Acutum*-Bleichheit“ mit Vorbehalt eine cytoplasmatische Komponente verantwortlich gemacht (S. 258). In der Kreuzung *H. acutum* II \times *quadrangulum* III z. B. waren 103 Pflanzen grün, 16 bleich, in der Verbindung *quadr.* III \times *ac.* II waren 52 grün und 1 bleich. Es ist dabei angenommen, daß die Plastiden der beiden Arten, auch wenn sie sich bei der Befruchtung mischen und während der Entwicklung entmischen sollten, sich doch nicht nach der Farbe differenzieren, und daß alle Färbungsunterschiede, die an einem und demselben Individuum auftreten, modifikativer Art sind. Unter solchen Umständen müßte der verschiedene Grad der Störbarkeit der Plastiden dem Plasma zugeschrieben werden. Die Beobachtung, daß „die *Acutum*-Bleichheit auch deutlich sektorial“, freilich „mit verwaschener Grenzführung auftreten kann“ (S. 242), scheint allerdings auch eine andere Deutung zuzulassen. Es könnte auch sein, daß Plastidenentmischung sich in der Differenzierung der Laubfarbe auswirkt. Man müßte dann annehmen, daß auch hier, wie bei den Bastarden zwischen *H. acutum* und *montanum*, die *acutum*-Plastiden die bleibenden seien und die von *quadrangulum* ergrünen. Das häufigere Vorkommen der Bleichheit, wenn *acutum* Mutter als wenn es Vater ist, wäre dann gut zu verstehen. Aber Herbst hat natürlich auf Grund seiner Erfahrungen an den *montanum*-Bastarden zuerst ein ähnliches Verhältnis auch bei den *quadrangulum*-Mischlingen gesucht, und wenn er nicht gewagt hat, hier Plastidenentmischung anzunehmen, so spricht das dafür, daß deutlich sektorale Ausprägung der Panaschüre bei der „*Acutum*-Bleichheit“ selten war. Die hohe Modifikabilität der Laubfärbung bei *Hypericum* erschwert die Deutung des einzelnen Falles eben sehr.

Es ist hier daran zu erinnern, daß bei reziproken Bastarden von *Geranium*-Arten der eine grün, der andere bunt gefunden worden ist (oben S. 235 f.). Wenn sich der Nachweis führen ließe, daß auch in dem einfarbig grünen Mischling zweierlei Chloroplasten vorkommen, hätten wir einen weiteren Fall von differenzierender Plasmawirkung vor uns. Eine und dieselbe Plastidensorte würde ja in dem einen Bastard blaß

werden und deshalb sich leicht zu erkennen geben, in der Gegenkreuzung bliebe sie grün.

9. Die Streifenpanaschüre der Gräser.

Bei den Gramineen ist echte, rein mütterlich vererbte Albomaculatio öfter festgestellt. Bei de Haan (S. 379) sind schon aufgeführt: *Avena sativa* (Christie, 1921; Åkerman 1933); *Hordeum sativum* (Imai 1928; Åkerman 1933); *Oryza sativa* (Kondo, Takeda u. Fujimoto 1927, ausführlich referiert bei Imai 1928; Hisamune 1930; Morinaga 1932); *Sorghum* (Carper 1934); *Triticum* (Åkerman 1929); *Zea mays* (E. G. Anderson 1923; Demerec 1927; Zirkle 1929; Eyster 1934, S. 248). Vererbung über den Vater ist nie beobachtet. Anderson (bei Mais) und Carper (bei *Sorghum*) haben, wie vor ihnen Correns für *Senecio* und *Taraxacum*, nachgewiesen, daß die panaschierten Pflanzen aus solchen Samen hervorgehen, die in der Ähre auf der Grenze zwischen ganz grünen und ganz blassen Sämlingen gebildet werden. — Ohne Vererbungsversuche sind einzeln aufgetretene panaschierte Individuen beschrieben z. B. von *Dactylis glomerata* (Collins 1922, S. 9, ausgeprägt sektorial); *Secale cereale* (Buchinger 1932); *Setaria glauca* (Rischkow 1927); *Zea mays* (Eyster 1934, S. 248, Sektorialchimären treten jährlich auf, Erbgang unklar). Ob es sich hier um mutierte Plastiden gehandelt hat, ist also unbekannt. Daß die bekannten panaschierten Varietäten von ausdauernden Gräsern, wie *Glyceria spectabilis*, *Phalaris arundinacea*, *Phragmites communis*, *Panicum plicatum*, *Oplismenus imbecillis*, zur Albomaculatio gehören, ist unwahrscheinlich, doch sind mir Angaben über das Erbverhalten nicht bekannt geworden. Wenn Sabnis (1932) über solche Formen von *Arundo donax* und *Bambusa vulgaris* unter dem Titel „Inheritance of variegation“ berichtet, so ist dieser Titel irreführend.

Die Albomaculatio der Gräser nimmt immer die Form der Weiß- bzw. Gelbstreifigkeit mit weithin zusammenhängenden Arealen gleicher Farbe an, was bei der Entwicklungsweise des linealen, parallelnervigen, an der Basis wachsenden Blattes selbstverständlich ist¹⁾. Aber diese Streifenpanaschüre ist niemals als regelmäßige Randstreifung ausgebildet, weder mit farbloser Tunica über der übrigen Blattfläche, noch ohne solchen Mantel. Auch das ist aus der Entwicklungsgeschichte des Blattes, die durch Rösler (1928) sorgfältig untersucht wurde, durchaus verständlich. Das ganze Blatt geht nämlich bei *Triticum*, *Avena*,

1) East (1934, S. 404) hält es für nicht ganz zweifellos, daß *Zea* (d. h. wohl überhaupt die Gräser) zum *status albomaculatus* gehört. Ich halte es für sicher.

Secale aus dem Dermatogen hervor. Danach ist ein periklinalchimärischer Bau des Blattes hier nicht möglich, nicht einmal ein haplochlamydischer. Zufällig können natürlich einmal beide Ränder eines Blattes weiß sein bei grünem Mittelfeld, oder umgekehrt, aber solche Verteilung von Grün und Weiß setzt sich streng sektorial in der Längsrichtung fort, so daß sie von einem Blatt zum nächsten verloren geht. Collins bildet einen solchen Halm von *Dactylis glomerata* ab (1922, S. 9, Fig. 2), wo die Blätter des zweizeilig beblätterten Sprosses auf der einen Seite weiß mit grünen Rändern, auf der anderen grün mit weißen Rändern sind. Dasselbe ist von anderen Monokotylen mit gleicher Blattstellung — wobei die Blattentwicklung durchaus nicht die gleiche zu sein braucht wie bei den Gräsern — öfter beschrieben (vgl. Laubert 1910 über *Tradescantia cumanensis*; Küster 1927, S. 30, Fig. 32 von *Tr. fluminensis*). Im Gegensatz zu so weiter Erstreckung gleichgefärbter Längsstreifen braucht in der Blattdicke die Farbe nicht einmal von einer Epidermis zur anderen die gleiche zu sein. Küster (1927, S. 38, Fig. 43) gibt ein Querschnittsbild eines gestreiften Blattes von *Glyceria spectabilis* mit ganz unregelmäßiger Verteilung der grünen und weißen Bezirke, und Buchinger (1932, Fig. 4) erwähnt von einem streifblättrigen Roggen, daß die Zeichnung auf der Ober- und die auf der Unterseite des Blattes sich nicht entsprechen müssen. Sobald bei einer periklinen Zellteilung in der Blattanlage die Sonderung grüner und farbloser Elemente eintritt, muß ein solcher Bau entstehen. Aber daß die Färbung auch über die ganze Dicke des Blattes durchgehen kann, ist selbstverständlich (vgl. Rischkow 1927, S. 19, Fig. 1 von *Setaria glauca*).

10. Die Streifen- und Randpanaschüre der Liliifloren.

Bei *Agave*, *Funkia* (*Hosta*), *Chlorophytum*, *Sansevieria* u. a. kennt man weiß- bzw. gelbrandige Varietäten (var. *albomarginata*, var. *picta* usw.), die zwar in der Beschaffenheit des Blattrandes an die albotunicaten Pelargonien erinnern, aber über dem grünen Binnenfeld keine farblose subepidermale Schicht besitzen; ob auch *Fritillaria* und *Tulipa* hierher gehören, ist nach den kurzen Angaben bei Küster (1925, S. 19; 1927, S. 12) nicht sicher. Entsprechend verhalten sich die invers gebauten Typen von *Agave*, von *Funkia* („*F. undulata*“), von *Chlorophytum* mit blassem Mittelfeld und grünem Rand (var. *mediovariegata*, var. *mediopicta*). Bei beiden Typen der Buntheit folgt die Beschaffenheit der mütterlichen Keimzellen der Farbe des Binnenfeldes: Weißbrandformen von *Agave americana* (Trelease 1908, S. 353), von *Yucca aloifolia* (ders. S. 354), von *Chlorophytum elatum* (Collins 1922) und von *Funkia*

(Bateson 1926, S. 229; Yasui 1929) geben nur grüne Sämlinge, Grünrandformen von *Chlorophytum elatum* und *Chl. comosum* (Collins) und von *Funkia japonica* (Yasui) liefern blasse Nachkommenschaft; also gerade umgekehrt wie bei *Pelargonium*.

Wie zuerst R. Chodat (1919) bei *Funkia Sieboldiana* var. *albomarginata* und var. *mediovariegata*, bei *Funkia ovata* var. *mediovariegata* und bei beiden Varietäten von *F. lancifolia* beobachtet hat und wie Collins dann auch bei panaschierten Formen von *Chlorophytum elatum* und *Chl. comosum* fand (eigene Untersuchung von *Chlorophytum* bestätigt das; die Angaben von Kümmler über *Funkia ovata* f. *albomarginata* weichen etwas ab, die über *F. undulata* stimmen überein), haben die Schließzellen der Spaltöffnungen auf den weißrandigen Blättern über die ganze Fläche weg blasse Chromatophoren, die auf den grünrandigen Blättern durchweg kräftig grün gefärbte Chloroplasten. Diese randpanaschierten Formen sind also mit Chodat als haplochlamydische Periklinalchimären anzusehen. Die abweichende Färbung des Randmesophylls ist nun am leichtesten zu verstehen, wenn wir annehmen, daß hier ein beträchtlicher Teil des Blattgewebes, wenn auch nicht das ganze Blatt wie bei den Gräsern, dermatogenen Ursprungs ist¹⁾. Daß die Keimzellen wie sonst aus der ersten subepidermalen Schicht differenziert werden, nicht etwa erst nach Aufspaltung des Dermatogens aus diesem entstehen, ist ohne weiteres denkbar. Da von Streifung des Fruchtknotens nicht berichtet wird, ist es zudem möglich, daß die perikline Teilung des Dermatogens an den Fruchtblatträndern unterbleibt; für die Staubblätter ist das von vornherein wahrscheinlich.

Collins faßt einen so einfachen entwicklungsmechanischen Zusammenhang nicht ins Auge und denkt statt dessen, weil die Farbstreifen der Blätter sich nicht sektorial in Längsbändern über den ganzen Sproß fortsetzen wie bei den bunten Tradescantien und Gräsern, an eine regelmäßige, rhythmische Abspaltung homozygotisch blassen Gewebes aus einem heterozygotisch grünen Gewebe. Besondere Schwierigkeit

1) Wie ich nachträglich sehe, hat Chittenden schon 1927 (S. 362) dieselbe Vermutung für *Chlorophytum* ausgesprochen. Er ist also der erste Autor, der es wagte, an die Entstehung großer Teile des Mesophylls aus dem Dermatogen zu denken. Und er ist ebenso wie ich durch das Verhalten der Gräser zu seiner Vermutung geführt worden. — Chodat schließt seine kurze aber wichtige Mitteilung mit dem ebenso einsichtsvollen wie vorsichtigen Satz: "Il faut remarquer que la constitution de marges plus ou moins étendues . . nous dit que dans le développement d'une feuille une partie du mésophylle du limbe participe de la nature de l'épiderme, et c'est ce qu'il faudrait expliquer." — Goebel (1933, S. 1913f.) denkt an wesentliche Beteiligung des Dermatogens vor allem bei dünnen Blättern.

macht ihm dabei die Tatsache, daß die Samenanlagen in der Farbe, die sie vererben, der Beschaffenheit der Blattmitte und der Achse folgen, nicht der des Blattrandes, trotzdem sie wie normal dem Karpell und nicht der Achse angehören (S. 11). Diese komplizierte Annahme von Collins wird auch von W. N. Jones (1934, S. 12) nicht abgelehnt, trotzdem dieser Autor die Besonderheiten anderer Objekte auf anomale Beteiligung des Dermatogens an der Blattbildung zurückführt (vgl. unten S. 257). Aber die Annahme eines mutablen oder sonstwie labilen Zustands wird ebenso überflüssig wie bei anderen Periklinalchimären, wenn es sich, woran ich nicht zweifle, herausstellt, daß das Randmesophyll entwicklungsgeschichtlich zur Epidermis gehört. Massey (1928, S. 370, Fig. 15) gibt in einer ganz jungen Blattanlage von *Chlorophytum comosum* var. *variegatum* (in der Figur irrtümlich als *Veronica gentianoides* var. *variegata* bezeichnet) eine perikline Teilungswand in einer Epidermiszelle an und bemerkt dazu: „presumably an abnormality“. Aber ich möchte eher meinen, daß in dieser Beobachtung das Gesetz dieser Blattentwicklung schon angedeutet ist¹⁾. — Die Beschaffenheit des Stengels, dessen Chromatophoren in der subepidermalen Schicht sich an die Färbung des Binnenfeldes der Blätter anschließen, ist ebenfalls ohne weiteres verständlich: an der Achse unterbleibt die Spaltung der Epidermis ebenso wie im Mittelteil der Blätter.

Die Vererbung der Chromatophorenfarbe ist (über mutmaßliche Ausnahmen vgl. unten) bei diesen Sippen von *Chlorophytum* nach den Daten von Collins im wesentlichen mütterlich; de Haan führt die Gattung deswegen unter dem *Mirabilis*-Typus der Albomaculatio auf (1933, S. 379). Collins legt kein besonderes Gewicht auf diese Tatsache, weil er die Variegation ja auf ein (mutables?) Gen zurückführen will, das durch den Pollen wohl ebensogut sollte übertragen werden können wie durch die Eizellen. Die typisch weißrandigen Individuen können bei Selbstbestäubung nur grüne, die typisch grünrandigen nur blasse Nachkommenschaft bringen, aber auf feingestreiften Sprossen entstehen auch bunte Sämlinge, also ganz wie bei dem status albomaculatus von *Antirrhinum* und von *Mirabilis*; unter 130 bunten Sämlingen zeigte kein einziger die regelmäßige Farbverteilung der randpanaschierten Typen (S. 14). Das ist nicht anders als selbstverständlich, so selbstverständlich wie daß ein albotunicates *Pelargonium* keine albotunicaten Sämlinge erzeugt. Die erwachsenen Pflanzen zeigen dann, wie auf vielen schönen

1) Die Durchmusterung ganz weniger Schnittreihen ergab bereits, daß wirklich in sehr jungen Blattanlagen einige Epidermiszellen am Blattrand tangential geteilt werden. Die Untersuchung soll sogleich vertieft werden.

Bildern der Tafeln II—VIII zu sehen ist, kürzere oder längere Zeit die unregelmäßige, echt sektorale Streifung, die von einem Blatt zum andern wechselt; wir können hier ebenso wie bei den Gräsern von einem status *albostratus* sprechen. Aber später können sie auch in die stabile Grünrand- oder Weißrandform übergehen; sie werden zu Periklinalchimären wie die gescheckten Pelargonien und Oenotheren, jedoch zu haplochlamydischen Chimären.

Wenn Collins nur stabil periklinalchimärische Ausgangspflanzen gehabt hätte und die Vererbung der Chromatophoren rein mütterlich erfolgte, wäre das Auftreten von Schecken in der Nachkommenschaft, bei Selbstbefruchtung wie bei Kreuzung zwischen den verschiedenen Typen, nach dem einfachen Schema nicht möglich. Aber vielleicht war das grünrandige *C. comosum*, das bei Selbstbestäubung neben 66 weißen Sämlingen einen grünen und zwei bunte brachte (S. 11, Nr. A IV), noch nicht ganz stabil geworden und besaß noch gemischte Gewebebezirke. Ebenso könnte es bei dem weißrandigen *C. elatum* gewesen sein, das mit grünrandigem *C. elatum* gekreuzt 161 grüne, 1 weißen und 2 bunte Sämlinge lieferte (S. 12, Nr. B V). Es ist aber auch denkbar, daß neue Plastidenmutation aufgetreten ist, oder daß dann und wann Plastiden aus dem Pollen übergehen. Die letztgenannte Möglichkeit halte ich für die wahrscheinlichste; auch Chittenden (1927, S. 397) schließt auf „biparental inheritance“. Denn in Nr. C II, *elatum* weißrandig \times *comosum* grünrandig, kommt auf 24 grüne Sämlinge schon ein bunter, in Nr. D I, *comosum* grünrandig \times *elatum* weißrandig, kommen 2 bunte schon auf 11 weiße. Sind aber einmal unregelmäßig gestreifte Individuen da, so ist die Erhaltung des albomaculaten Zustands in einem Teil der Nachkommenschaft auf rein mütterlichem Weg ebensogut möglich wie bei jeder anderen Albomaculatio.

Collins berichtet auch über das Auftreten von gelblichgrünen Sämlingen unter weißen (z. B. S. 11, Anm.). Sehr eingehend hat Yasui (1929) bei *Hosta (Funkia) japonica f. albomarginata* das Vorkommen von grünen, gelben und weißen und in verschiedener Art bunten Nachkommen studiert. Die Verfasserin glaubt, daß in der Ausgangsform dreierlei Plastiden vorhanden sind, die nur über die Eizellen übertragen werden. Von dieser Komplikation abgesehen, die aber vielleicht bei Collins nur nicht genauer beachtet wurde, ist das Verhalten von *Funkia* ganz dem von *Chlorophytum* gleich. Die nur noch zweifarbigen Nachkommen der *Funkia* entsprechen den panaschierten *Chlorophytum*-Typen sogar vollkommen. Die interessante Erscheinung verdient weitere Untersuchung. Es ist natürlich durchaus möglich, daß in einer Zelle, die

schon grüne und gelbe Plastiden nebeneinander besitzt, eine weitere Mutation nach Weiß stattfindet, oder daß auf demselben Weg Gelb zu Grün und Weiß hinzutritt. Falls auch Übertragung von Plastiden durch den Pollen vorkommt, könnte durch Kreuzung einer noch instabil weiß-grün gescheckten Pflanze mit einer Sippe, die grünen Rand und gelbes Binnenfeld besitzt, der dreifache Scheck entstehen. — De Haan (1933, S. 377f.) denkt daran, daß ein mutables Gen im Spiel sein könnte.

Bei *Chlorophytum* wie bei *Funkia* finden sich (nach eigener Beobachtung) nicht selten im Binnenfeld des Blattes Streifen von der Farbe des Randes, wobei aber die Randfarbe nie durch die ganze Dicke des Blattes durchgeht, sondern nur von der Oberhaut eine Strecke weit nach innen vorstößt; für weißrandige *Agave* gibt Küster (1927, S. 34, Fig. 37b) dasselbe an. Die Streifen kommen jedenfalls dadurch zustande, daß stellenweise auch auf der Blattfläche, ohne Zusammenhang mit dem Saum, das Dermatogen sich spaltet und Mesophyll liefert. Streifen am Stengel, von denen Collins spricht, können auch bei schon stabil gewordenen Periklinalchimären von *Chlorophytum* auf dieselbe Weise entstehen, während an albomaculaten Jungpflanzen solche Streifen nicht notwendig epidermaler Herkunft zu sein brauchen.

Der Bau der dicken Blätter von *Dracaena Santeri* und von *Clivia* (Küster 1919, S. 218; 1927, S. 34, Fig. 37a) erinnert bei Weißrandigkeit durchaus an die Albotunicatio, so daß Küster diese Formen der Panaschierung dem *Pelargonium*-Typus zurechnet. Die Umkehrung, mit farblosem Kern und grünem Mantel, ist für *Dracaena Massangiana* angegeben (Rischkow 1931, S. 691f., Fig. 7). Bei diesen Liliaceen tritt außerdem noch eine Längsstreifung des Binnenfeldes auf, dadurch daß der Mantel stellenweise ins Binnengewebe einspringt (Küster 1927, S. 34, Fig. 37b). Ob hier die Anteilnahme des Dermatogens an der Mesophyllbildung noch stärker ist als bei *Chlorophytum* und *Funkia*, insofern als sich das Dermatogen auf der ganzen Fläche des Binnenfeldes periklin teilt, oder ob die Blattentwicklung wie bei den typischen Dikotylen verläuft, ist von vornherein nicht zu erraten. Aber das alles wird leicht zu klären sein.

Bei einer weißrandigen *Iris* finde ich, ähnlich wie Sabnis (1932, S. 220f.), ebenfalls einen größtenteils gleichmäßig einschichtigen farblosen Mantel über dem grünen Kern. An einzelnen Blättern verlaufen isolierte weiße Streifen im grünen Feld, weil hier das Mesophyll bis zu dem immer farblosen zentralen Gewebe farblos ist. Die Plastiden in den Schließzellen der weißrandigen Blätter sind sehr schwach grün, aber ansehnlich groß. Bei einer rein grünen Form sind die Plastiden der Stomata nicht stärker gefärbt und nicht größer.

Was die Bezeichnung anlangt, so fällt die Weißrandpanaschüre der Liliifloren, wie sich ergeben wird, unter den *status albocinctus* von Correns, soweit sie nicht wie bei den letztgenannten Formen Albotunicatio ist; die Umkehrung wäre *st. albocordatus* (unten S. 255) zu benennen.

11. Anomale Dikotylen.

a) *Veronica gentianoides status albocinctus*.

Mit den Liliaceen ist der Fall der *Veronica gentianoides albocincta* zu vergleichen, den Correns ausführlich analysiert hat (1920, S. 212ff.; 1928, S. 141). Die Blattränder sind weiß wie bei den albotunicaten Formen, aber der grüne Mittelteil des Blattes ist nicht von einem farblosen Mantel überzogen. Selbstbestäubung ist wegen der ausgesprochenen Selbststerilität ohne Erfolg gewesen, Kreuzung mit einer rein grünen Sippe gibt nur grüne Nachkommen, die auch keine Schecken oder Albinen abspalten. Die Weißkrankheit geht also nicht auf dem Weg über die Eizellen auf die nächste Generation über. Das erscheint deswegen merkwürdig, weil die Samenanlagen der *albocincta* und sogar noch ihre unreifen Samen farblos sind, im Gegensatz zu den grünen Samenanlagen und Samen der rein grünen Sippen. Correns nahm deshalb an, daß auch die Embryosäcke aus diesem Gewebe hervorgehen, das mit dem Rand der Laubblätter die Farblosigkeit der Plastiden gemein hat. Aber wenn 1. die *albocincta* eine haplochlamyde Periklinalchimäre ist, mit einer Oberhaut, deren Plastiden nicht ergrünungsfähig sind — ob die Plastiden selber defekt sind oder Genwirkung vorliegt, bleibt offen — und 2. der Rand der Laubblätter sich aus dem Dermatogen herleitet, so ist das Erbverhalten leicht verständlich¹). Die Archesporzellen in Frucht- wie Staubblättern werden wie sonst subepidermaler Herkunft sein, also gesunde Plastiden bzw. normale Zellkerne empfangen. Das Integument der Samenanlagen kann ganz wohl von der Epidermis abstammen, wenn der Rand der Laubblätter sich so verhält; das würde verständlich machen, daß die Samenanlagen farblos sind. Correns spricht von einem farblosen Nucellus bei der *albocincta* und einem grünen Nucellus bei der Normalform. Aber bei den tenuinucellaten Ovula der typischen Sympetalen bleibt ja vom Nucellus nichts übrig als der Embryosack, die Rolle des Nucellus wird von dem dicken Integument übernommen.

Der Stengel ist bei der *Veronica gent. albocincta* wie bei den weißrandigen *Chlorophytum*-Sippen in der Rinde rein grün, ebenso die Blütenstiele (S. 214). „Der weiße Rand muß also in jedem Blatt neu entstehen“; ja, weil dieses Randgewebe, das bei der *albocincta* weiß ist und bei der

1) Chittenden (1927, S. 368) hat diese Vermutung schon geäußert.

gewöhnlichen Form vermutlich auch nicht fehlt, aber von dem übrigen Mesophyll sich nicht abhebt, in den Achsen kein Analogon hat.

Die Fruchtknotenwand und die Scheidewand mit den Plazenten ist bei der *albocincta* heller grün als bei der typischen Pflanze. Daraus könnte geschlossen werden, daß die Plazenten dem anomalen Dermatogenwachstum der Fruchtblattanlagen ihre Entstehung verdanken. Und daß das Integument der Samenanlagen farblos ist, wäre dann erst recht erklärlich. Correns meint: „Wir hätten allen Grund, in den weißen Samenanlagen auch weißkranke Eizellen zu vermuten“ (S. 215). Aber es braucht nur das Archespor differenziert zu werden, bevor die Aufspaltung der Epidermis in den Fruchtblattanlagen geschieht, dann ist wieder alles verständlich. Für die entwicklungsgeschichtliche Prüfung kann hier die Aufgabe genau präzisiert werden: es müssen perikline Teilungen in der Epidermis der Plazenten gesucht werden zwischen der Differenzierung der Embryosackmutterzelle und dem Auswachsen des Integuments; in der Epidermis des Nucellus, die ja nichts anderes umschließt als die Embryosackmutterzelle und dann deren vier Abkömmlinge, wird die perikline Spaltung wohl nicht zu finden sein.

Auch die Schließzellen der Spaltöffnungen werden bei der *albocincta* und bei der Normalform auf Chlorophyllgehalt zu untersuchen sein.

Massey gibt für eine *Veronica gentianoides variegata*, die nach der Beschreibung mit der Corrensschen *albocincta* identisch ist, nur an, daß sich an der Bildung des Blattes zwei Zellschichten des Stammscheitels beteiligen. Auch sonst ist von den Laubblättern einer Dikotyle, soviel ich sehe, die tangential Aufspaltung des Dermatogens nicht beschrieben. Aber von den Kronblättern der Blüte von *Petunia violacea* berichtet Malinowski (1935, S. 349), daß in einer Knospe, deren Epidermis über sonst diploidem Gewebe tetraploid war, der tetraploide Zustand sich in das Binnengewebe am Rande der Petala fortsetzte; dieses Randgewebe muß also vom Dermatogen abgeleitet gewesen sein.

Da Correns für die Fälle, in denen die Plastiden verändert sind, grundsätzlich lateinische Namen wählte, für diejenigen, in denen genische Veränderung vorliegt, griechische, sollte die Bezeichnung st. *albocinctus* für *Veronica gentianoides* verändert werden, falls sich herausstellte, daß ein rezessives Gen im Spiel ist. Ein griechisches Äquivalent für *albocinctus* ist etwa *leucostephanus*.

b) Status *albocinctus* von *Sambucus*, *Quercus*, *Prunus*, *Spiraea*.

In vielen Gärten wird eine weißrandige Form von *Sambucus nigra* kultiviert, die nicht albotunicat ist. Küster hat nach ihr den Typus der Randpanaschüre, den wir schon von *Chlorophytum* usw. her kennen,

als *Sambucus*-Typus bezeichnet (1919, S. 225f.; 1925, S. 32). Der weiße Rand hat sehr wechselnde Breite; es kommt auch vor, daß ein halbes oder ein ganzes Blättchen farblos ist, selbst ganz weißblättrige Zweige finden sich nicht selten, so auch an dem großen, im Jenaer Botanischen Garten stehenden Busch (Bilder bei Küster 1919, S. 226, 227, 228). Daß eine haplochlamydische Periklinalchimäre vorliegt, macht die Be-

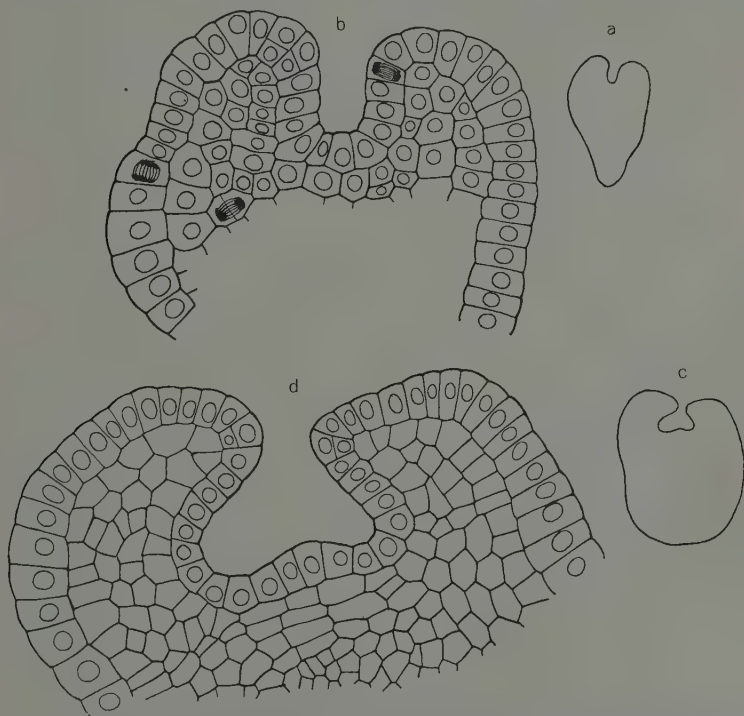


Fig. 4. *Sambucus nigra* weißrandig. Querschnitte durch sehr junge Fiederblättchen. *a* und *b* derselbe Schnitt 50- und 250fach vergrößert; *c* und *d* ebenso. In *b* links von der Bucht zwei Epidermiszellen tangential geteilt, rechts von der Bucht eine Zelle mit radial gestellter Teilungsspindel, ganz links eine Epidermiszelle in Vorbereitung zu antikliner Teilung.

schaffenheit der Epidermis bei dem Jenaer Exemplar fast zur Gewißheit. Den Schließzellen der Spaltöffnungen fehlt nämlich das Chlorophyll bis auf schwache Spuren in den kleinen fast farblosen Plastiden, und zwar nicht nur über den weißen, sondern auch über den grünen Bezirken der Blätter, während vier andere, ganz grüne Rassen des Jenaer Gartens in den Stomata große Chloroplasten führen. Leider ist an dem bunten

Strauch im vergangenen Sommer kein rein grüner Zweig aufgetreten, der grüne Plastiden in den Schließzellen haben müßte.

Es war zu erwarten, daß am Rand der ganz jungen Blattfiedern in der Epidermis tangentielle Teilungen vorkommen. Die erste Querschnittserie durch eine im Juni fixierte Knospe hat diese Voraussage bestätigt. Genau am Rand der ganz jungen Blättchen teilen sich gewisse Epidermiszellen durch eine Perikline (Fig. 4). In den bis jetzt gesehenen Stadien ist es auf dem Querschnitt meistens eine einzige Zelle, selten sind es zwei nebeneinander liegende Zellen, aber in der Längsrichtung laufen diese Zellen über die ganze Fieder als Streifen fort. Es wird von Interesse sein zu erfahren, ob auch die gewöhnlichen Formen des Holunders diese Anomalie im Verhalten der Blattoberhaut zeigen oder nur die Periklinalchimäre die Anomalie erworben hat, die wohl genisch bedingt ist.

Stellenweise sind übrigens die Blättchen albotunicat, aber meist nur eine Strecke weit einwärts vom weißen Rand, selten bis zum Mittelnerv, und gewöhnlich nur auf der Ober- oder auf der Unterseite, nicht an der gleichen Stelle beiderseits; auch Inseln von mattgrüner Farbe kommen ohne Zusammenhang mit dem weißen Rand im dunkelgrünen Mittelfeld vor (bei Küster 1919, Fig. 12a und 12b, und 1926, Fig. 9, sind solche Unregelmäßigkeiten abgebildet). Wahrscheinlich spaltet sich also das Dermatogen manchmal nicht nur am Blattrand, sondern auch in dem Teil der Blattanlage, der das Mittelfeld liefert. Das entspricht den Beobachtungen an *Agave*. Grünsprenkel im Weiß, wie sie bei gewissen Pelargonien vorkommen (vgl. unten S. 259), sind hier nicht beobachtet und können auf dieselbe Weise wie dort auch gar nicht zustande kommen.

Nach Küster (1929, S. 351) können reinweiße Zweige des buntblättrigen Holunders blühen und (farblose) Früchte tragen. Durch Kreuzung solcher Zweige mit normal grünen Rassen könnte man erfahren, ob in dem farblosen Mantel die Plastiden krank sind oder ein Gen mutiert ist. Im ersten Fall wäre die Panaschierung dem *status albocinctus* zuzurechnen, im zweiten dem *st. leucostephanus*.

Die Weißbrandigkeit, die Küster (1929, S. 349) von *Quercus pedunculata* beschreibt, dürfte entwicklungsgeschichtlich denselben Charakter haben. Der Blattrand ist nur stellenweise weiß, besonders an der Blattspitze und an den Spitzen der Lappen, die Epidermis spaltet sich also, wenn dieser Rand epidermaler Herkunft ist, nur an gewissen Stellen.

Noch auffälliger ist der Wechsel im Verhalten des Blattrandes nach Küster (1934, S. 92ff.) bei *Prunus pissartii*. Die unteren Blätter der Jahrestriebe sind fast ganz grün, nach oben wird der weiße Rand-

streifen, der durch die Vergrößerung der Blattzähne entsteht, immer länger und breiter. Die anatomischen Einzelheiten, die Küster (S. 94) gibt, stimmen gut zu der Annahme, daß der farblose Saum epidermaler Herkunft ist; an den grünen Anteilen „schärft sich der Blattrand zu und endet mit einem nur aus zwei Epidermislagen bestehenden, häutigen, durchscheinenden ... Saum“ (also ist die Epidermis schon hier gespalten, aber ohne daß es bis zur Bildung von Mesophyll kommt); „das grüne Mesophyll ist an dieser Randzone zunächst nur eine oder zwei Zellenlagen mächtig“; an den blassen Randanteilen ist das Mesophyll „dick und dicht und bis zum Rande des Blattes aus vier oder fünf kleinzelligen Schichten zusammengesetzt“, d. h. es ist nicht als eigentliches Mesophyll differenziert, sondern schließt sich, seiner Herkunft gemäß, an die Epidermis an.

Auch *Spiraea bumalda* kann hierher gehören (vgl. Küster 1927, S. 22, Fig. 21). An einem Strauch im Jenaer Garten bleibt die Panaschüre an den meisten Zweigen ganz aus, an anderen zeigen nur einzelne Blätter einseitig einen gelblichweißen Randstreifen, erst an den letzten Blättern gewisser Zweige — also ähnlich wie bei *Prunus pissartii*! — erscheint ein \pm breiter weißer Saum um das grüne Mittelfeld. Daß eine Chimäre vorliegt, wird trotzdem durch das Auftreten ganz farbloser Zweige wahrscheinlich. Die farblose Epidermis bleibt hier, wenn die Deutung richtig ist, meistens ungespalten, und die Chimärennatur tritt dann nicht zutage.

Die Umkehrung dieser Albocinetio ist von *Spiraea ulmaria* durch Bateson beschrieben (1921, S. 96 und Taf. 14, Fig. 2; vgl. auch Chittenden 1927, S. 368, und Jones 1934, S. 110). Hier ist der Rand der Blättchen grün, das Binnenfeld weiß, und die Chimärennatur ist durch die Farblosigkeit der Wurzelstecklinge bewiesen. Weil hier das „Herz“ der Blätter weiß ist, könnte man von einem *status albocordatus* sprechen, falls die Plastiden verändert sind, von einem *st. leucocardius*, wenn die Abänderung genisch ist.

c) *Sambucus nigra* status *viridi-albotunicatus*.

Küster (1926, S. 263; Fig. 268) beschreibt von *Sambucus* auch eine „viridi-albimarginate“ Form, d. h. eine Panaschüre, bei der die Blättchen einen sattgrünen, bald sehr schmalen, bald in mächtige Zähne ausgezogenen, doch stellenweise auch ganz fehlenden Rand, eine farblose randparallele Zone und ein mattgrünes albotunicates Binnenfeld besitzen. Schon früher hat Küster denselben Typus für *Ulmus* abgebildet (1925, S. 30, Fig. 21), und wie er z. B. 1927, S. 13 mitteilt, kommt dieselbe Form der Buntheit auch bei *Acer*, *Symphoricarpos*, *Lonicera*, *Kerria*, *Fraxinus*, *Hydrangea* (vgl. unten S. 257) vor.

Nach der Kenntnis, die wir von dem einfach weißrandigen Holunder gewonnen haben, läßt sich die Grün-Weiß-Randigkeit als etwas kompliziertere diplochlamydische Periklinalstruktur deuten. Die Epidermis ist hier grün. Wo sie ungespalten bleibt, fällt das nicht auf, aber wenn sie durch perikline Teilung sich vervielfältigt, können die grünen Zähne entstehen, „die dem Blatt zuweilen ein abenteuerlich laciniates Aussehen geben“ (Küster 1926, S. 263). Unter der Epidermis liegt eine farblose Schicht, die am Blattrand bald schmal, bald breit ist und weiterhin sich als farblose Tunica über das ganze grüne Mittelfeld fortsetzt. Wenn an dem Aufbau des Blattes sich drei Schichten des Scheitels beteiligen, ist ein solcher Bau, den Winkler als „mesochimärisch“ bezeichnet (1935, S. 283), sehr wohl möglich; „Ektosoma“ und „Endosoma“ sind grün, das „Mesosoma“ ist farblos. Der gewöhnliche weißrandige Holunder ist nach der Winklerschen Terminologie eine „Monektochimäre“. Die einfach albotunicate Form mit farbloser Epidermis und ebensolcher Subepidermale, die diplochlamydische „Diektochimäre“, ist nach Küster (1926) bei *Sambucus* noch nicht bekannt, dürfte aber, wie auch er vermutet, doch noch gefunden werden.

Wenn auch streng genommen eine Albotunicatio sich mit Viridicinctio verbindet, so wird man doch der Kürze wegen von *status viridialbotunicatus* sprechen können.

d) *Hydrangea hortensis* var. *nivalis* als *status albocordatus* oder *leucocardius*.

Hydrangea hortensis var. *nivalis* hat Blätter mit breitem, grünem Rand und weißem Binnenfeld, dazu ganz weiße Blattstiele und Stengel (Chittenden 1925, S. 44 und Taf. 3; 1927, S. 369). Sie dürfte eine haplochlamyde Chimäre mit weißem Kern und grüner, am Blattrand zu einer breiten Mesophyllzone aufgespaltener Epidermis sein, etwa wie *Funkia undulata*; dem weißrandigen Holunder gegenüber erscheint sie als Inversform. Die Farbe der Plastiden in den Schließzellen der Spaltöffnungen erlaubt nach Chittenden (1927, S. 369) bei *Hydrangea*, auch bei anderen Varietäten, kein sicheres Urteil über die Beschaffenheit der Epidermis. Der Pollen ist nicht tauglich befunden, bei Bestäubung mit dem Pollen einer rein grünen Sippe sind alle Sämlinge grün. Also gehen entweder die Eizellen aus dem Dermatogen hervor und vererben Grün, oder, wenn sie subepidermaler Herkunft sind, ist das Binnengewebe farblos infolge des Besitzes eines rezessiven Gens, nicht infolge primärer Störung der Plastiden. Aufzucht der F₂ müßte Aufschluß bringen.

e) *Hydrangea hortensis* var. *variegata* als status *viridi-albotunicatus*.

Nach Chittenden (1925, S. 44 und Taf. 3; 1927, S. 369) kommen zwei ähnliche Varietäten vor, die beide grünes, albotunicates Mittelfeld der Blätter, farblose Randzone und gefärbte, zu Lappen vergrößerte Zähne haben. Bei der einen Form sind diese Lappen grün, bei der anderen gelb, und wo die Lappen fehlen, fehlt am äußersten Blattsaum das Grün bzw. das Gelb. Diese Struktur entspricht ganz der Viridi-Albotunicatio des Holunders. Bei der gelbzähnigen Form sind die drei Schichten, die das Blatt aufbauen, alle drei in der Farbe verschieden: das Ektosoma ist gelb, das Mesosoma weiß, das Endosoma grün.

Wird die gelbzähnige Form mit dem Pollen einer grünen Sippe bestäubt, so sind die Sämlinge teils gelb, teils weiß. Daraus ist zu schließen, daß in den beiden äußeren Histogenen die Plastiden defekt sind und daß die Embryosäcke teils aus dem gelben Dermatogen, teils aus der farblosen Subepidermale hervorgehen. Hier findet also die Differenzierung der Embryosackmutterzellen stellenweise im aufgespaltenen Dermatogen statt, anders als bei *Veronica gentianoides albocincta*. Zum mindesten dort, wo diese Aufspaltung unterbleibt — daß die Epidermis des Blatt-randes einfach bleiben kann, zeigt der stellenweise farblose Saum der Laubblätter, und an den Fruchtblättern wird das auch vorkommen —, werden den Eizellen die farblosen Plastiden der Subepidermale zugeteilt.

Rein grüne Pflanzen geben mit dem Pollen der grün- wie der gelbzähnigen var. *variegata* bestäubt nur grüne Nachkommenschaft (Chittenden 1925, S. 44, 45). Der Pollen überträgt demnach keine Plastiden.

Wie ich nachträglich fand, hat W. N. Jones, ohne den Fall von *Sambucus* zu kennen, die von Chittenden beschriebenen Typen von *Hydrangea* auf dieselbe Weise, wie es eben geschehen ist, gedeutet und recht ausführlich dargestellt (1934, S. 98ff.). Auch für die grünrandige var. *nivalis* nimmt er ohne weiteres an, daß im Binnengewebe die Plastiden als solche krank seien¹⁾. Denn er schreibt, das Auftreten lauter grüner Sämlinge bei Bestäubung mit dem Pollen einer rein grünen Sippe sei „an anomalous and unexpected feature in the progeny of a plant lacking chlorophyll in the subepidermal layer“ (S. 101). Aber nach den Erfahrungen von Correns an *Arabidopsis thaliana* status *leucodermis* (vgl. oben S. 231) und von Noack an *Pelargonium zonale* status *aureodermis* (vgl.

1) Wenn Jones (S. 104) von tauglichem Pollen der Varietät *nivalis* schreibt, ist das nur ein Schreibfehler für *variegata*. Wie Chittenden angibt und Jones selber danach berichtet (S. 101), ist von *nivalis* als Vater noch keine Nachkommenschaft bekannt, und zudem wäre von ihr keine andere Nachkommenschaft als grüne zu erwarten.

S. 231) müssen wir immer mit der Möglichkeit rechnen, daß bei solchen Chimären der Farbdefekt einer Schicht genisch verursacht ist.

Bemerkenswert ist, daß auch von *Hydrangea*, ebenso wie von *Sambucus*, einfache Albotunicatio nicht bekannt ist (Chittenden 1925, S. 43). Jones meint, das Fehlen einfach tunicater Formen bei *Hydrangea* hänge mit der Neigung des Dermatogens zu perikliner Teilung zusammen (S. 105), aber ich kann dem nicht ohne weiteres zustimmen. Wo eine Chimäre mit [Grün + Weiß] über Grün möglich ist, sollte eine solche mit [Weiß + Weiß] über Grün entwicklungsgeschichtlich auch möglich sein. Aber vielleicht ist bei solchen Typen farblose Epidermis mit farbloser Subepidermale irgendwie untauglich.

f) *Pelargonium zonale* var. „Freak of Nature“ als *status albocordatus*.

Die von Chittenden (1925, S. 48ff. und Taf. 4—7) eingehend beschriebene Form hat breiten grünen Blattrand, weißes Binnenfeld, weiße Blattstiele und weiße Stengel, ist also ein genaues Gegenstück zu *Hydrangea hortensis* var. *nivalis*. Die Schließzellen führen überall „große, deutlich grüngefärbte Chromatophoren, deren Farbintensität nur wenig hinter der bei normal-grünen Pflanzen zurücksteht“ (Noack 1930, S. 313). Bedeutsam ist auch der Befund unter dem Fluoreszenzmikroskop: „Rein weiße Achsen, Blattstiele und Spreitenpartien sind eingeschlossen in eine strahlend rote Epidermis, während sich das Binnen-gewebe als völlig frei von Chlorophyll erweist“ (Noack S. 315). Chittenden (1927, S. 367; noch nicht 1925) weist auf die Möglichkeit hin, daß die Pflanze, anders als andere Pelargonien, das Randgewebe des Blattes aus dem Dermatogen hervorgehen lasse und eine haplochlamydische Periklinalchimäre sei. Jones (1924, S. 107ff.) schließt sich dieser Deutung an, während Noack (1930, S. 323) sie ablehnt und am Scheitel auch wirklich nie eine Verdoppelung der Epidermis finden konnte.

Trotz dieser Angabe Noacks möchte ich die Vermutung von Chittenden für richtig halten. Die Zellteilungstätigkeit am Blattrand ist bei „Freak of Nature“ offenbar nicht immer gleichmäßig, denn es kommen weiße Zweige vor, die meist an den Rändern der Nebenblätter und der Blattspreiten einzelne grüne Fleckchen aufweisen, so wie auch die farblosen Stengel und Blattstiele der normalen Sprosse oft grüne Flecken und Streifen haben (Chittenden 1925, S. 48; Noack 1930, S. 311; Jones 1934, S. 109). Die Flecken auf den Stengeln und Stielen führt Jones, sicher mit Recht, auf lokale tangential Teilungen der Epidermis zurück. Für die farblosen „sports“ nimmt er ein Mosaik von farblosen und ergrünungsfähigen Zellen am Vegetationspunkt an. Ich halte für

viel wahrscheinlicher, daß die Blätter solcher Zweige dadurch farblos geworden sind, daß ihr Dermatogen die tangentialen Teilungen fast ganz einstellte; nicht völlig, weil ja da und dort, und zwar gerade am Blattrand, was sicher kein Zufall ist, grünes Gewebe unter der Epidermis auftritt. Wichtig ist, daß weiße Sprosse, die aus Wurzelstecklingen erzogen werden, nie solche grünen Flecke zeigen (Jones, S. 110). Ihr Gewebe, das dem weißen Kern der Chimäre entstammt, ist eben idiotypisch farblos, nicht nur phänotypisch farblos wie die Epidermis dieser Varietät.

Nach eigenen und fremden Erfahrungen, die Noack (1930, S. 314) zusammengestellt hat, übertragen die Keimzellen der „Freak of Nature“ bald farblose bald grüne Plastiden; die Keimzellen werden also bald von der Subepidermalen, bald vom Dermatogen abgeleitet. Besonders interessant ist, daß sogar von einem farblosen Zweig bei Selbstbestäubung einmal zwei grüne Sämlinge gewonnen wurden (Chittenden 1925, S. 49).

**g) *Pelargonium zonale* var. „Madame Salleron“ als status (*viridi-*
albotunicatus.**

Küster (1919, S. 228) hebt hervor, daß die Neigung, an reinweißen Zweigen wieder bunte Blätter zu erzeugen, bei verschiedenen albotunicaten Spielarten von *Pelargonium* verschieden sei. Als eine Varietät, die oft grüne Rückschläge an weißen Sprossen zeigt, bald in Form ansehnlicher Blattsektoren, bald als kleine Sprenkel auf der Blattoberseite und besonders häufig am Rand der Nebenblätter, und die außerdem auch an den weißen Rändern der Stipeln normaler, albotunicater Sprosse oft grüne Sprenkel aufweist, nennt Küster „Madame Salleron“¹⁾. Ich vermute, daß es sich hier wie bei anderen sich ähnlich verhaltenden Weißrandpelargonien um Mesochimären handelt, mit potentiell grüner Epidermis, farbloser Hypodermale und grünem Kern. Die farblosen Zweige werden dann oft nicht nur idiotypisch farbloses Gewebe besitzen, sondern darüber eine normale Epidermis, und sobald das Dermatogen Mesophyll erzeugt, ist der grüne „Rückschlag“ da. Es ist hier auch daran zu erinnern, daß bei „Madame Salleron“ die Inversion der Albotunicatio zu Albonucleatio öfter beobachtet worden ist, und daß auch diese Erscheinung mit der Annahme eines mesochimärischen Baues sich am besten verträgt. Der Zustand könnte als (*Viridi-*)*Albotunicatio* bezeichnet werden, im Gegensatz zu der *Viridi-Albotunicatio* des Holunders usw. (vgl. oben S. 255f.).

1) Küster schreibt, wie auch andere Autoren, „Mme. Salleray“. Von den vier verschiedenen Schreibweisen ist nach W. N. Jones (S. 23) „Salleron“ die richtige.

Wichtige Angaben, die meine Vermutung weiter stützen, finde ich bei Kümmler (1922, S. 615). Nach ihm besitzen bei „Mme. Salleron“ überall, an den weißrandigen Blättern wie an den Blättern ganz grüner und ganz weißer Sprosse, die Spaltöffnungen „leuchtend grüne Chromatophoren. . . . Nur selten einmal trifft man einen zarten, rein weißen Sproß an, dessen sehr dünne Blätter dann auch in den Schließzellen völlig farblose Plastiden zeigen.“ Das ist alles, was wir noch zu wissen brauchen: wenn das ganze Blatt von der farblosen Hypodermale sich herleitet, können auch die Schließzellen kein Chlorophyll bilden. Bei „Freak of Nature“ sind solche völlig chlorophyllosen Blätter nicht beschrieben. Wenn sie einmal auftreten, sollten sie keine grünen Sprengel bilden können. Nach Chittenden (1925, S. 456; auch 1927, S. 367) und Jones (S. 19, 100) soll bei *Pelargonium* (und bei *Hydrangea*) das Chlorophyll normal grüner Blätter in den Schließzellen so spärlich sein, daß „grüne“ und „farblose“ Epidermis nicht unterscheidbar wären. Vielleicht trifft das für gewisse Varietäten wirklich zu, vielleicht sind aber die Beobachter durch verkappte Chimären mitunter irregeführt worden. Kümmler jedenfalls gibt an, daß die Schließzellchromatophoren normaler Zonalpelargonien lebhaft grün gefärbt sind, „daß aber bei zwei albotunicaten Varietäten, ‚Mrs. Parker‘ und ‚Mr. Langguth‘, die Spaltöffnungsapparate des ganzen Blattes nur farblose Plastiden führen“ (S. 618). Danach möchte man doch erwarten, daß bei *Pelargonium* die Beschaffenheit der Epidermis sich im allgemeinen wird ermitteln lassen.

„Madame Salleron“ wird nicht die einzige albotunicate Varietät von *Pelargonium* sein, die eine grüne Epidermis hat. Chittenden (1927, S. 370) führt unter einer eigenen Rubrik „verschiedene Varietäten“ (ohne Namensnennung) auf, deren weiße Zweige grüne Flecke an den Stipeln haben, und bildet einen solchen Zweig ab; er weist auch auf die mutmaßliche Beziehung der Erscheinung zu den grünzahnigen Varietäten von *Hydrangea* hin. Die Struktur, wie sie nach meiner Vermutung den weißen Sprossen von „Madame Salleron“ zukommt und hier durch den Verlust des grünen Kerns entsteht, kann ja an Trieben einer noch unregelmäßig albomaculaten Pflanze — einerlei, ob diese durch Mutation oder durch Kreuzung von Grün mit Weiß entstanden ist — sehr leicht zustande kommen. Auffällig wird der Besitz einer normalen Epidermis über dem farblosen Kern erst dann, wenn die Epidermis sich periklin spaltet. Einen solchen Fall dürfte Noack in Händen gehabt haben. Bei der von ihm am meisten verwendeten Varietät „Mädchen aus der Fremde“ hat er grüne Rückschläge an weißen Zweigen, wie er sie für „Mme Salleron“ angegeben findet, zuerst nicht feststellen können (1922, S. 511), trotzdem

er sicher sorgfältig danach gesucht hat, weil sie für seine Theorie wichtig sind. Am Rand eines weißen Blattes fand er allerdings kleine grüne Fleckchen (S. 512); aber dieses Blatt gehörte einer bunten Bastardpflanze an. Später (1925, S. 56) berichtet er über einen zunächst rein weißen Seitenzweig, der an einem Laubblatt und, als er zur Blüte kam, an den Rändern der Kelchblätter grüne Streifen zeigte. Aber auch diese Pflanze war aus einem bunten Sämling einer Kreuzung *albotunicat* × grün erwachsen. Daß sie eine andere Struktur hatte als die Elternpflanzen, ist also nicht zu verwundern.

Daß an bunten *Pelargonium*-Sämlingen auch Sprosse entstehen können, die über grünem Kern eine idiotypisch farblose Epidermis tragen, ist selbstverständlich. Wieder ist es Noack, der vielleicht ein solches Individuum studiert hat (1922, S. 512). Ein anfangs bunter Bastardkeimling war zu einer rein grünen Pflanze herangewachsen, aber plötzlich entstand ein Nebenblatt mit einem schmalen weißen Keil. Jedenfalls ist bei einer derart entstandenen Pflanze die Annahme einer neuen Mutation in dem weißen Bezirk nicht statthaft, solange nicht der Nachweis geführt ist, daß auch die Epidermis normale Plastiden enthält.

Ebenso sind wohl die von Bateson (1923) beschriebenen Fälle zu erklären, in denen drei verschiedene weißrandige Varietäten von *Pelargonium zonale* („Caroline Schmidt“, „Flower of Spring“ und die von Baur verwendete Form) an zunächst ganz grün gewordenen Sprossen zur Bildung weißer Sektoren oder gar zur Weißmanteligkeit übergingen. Es ist höchst wahrscheinlich, daß scheinbar rein grün gewordene Zweige noch haplochlamydechimärisch weiß-über-grün waren — Verlust einer Initialenschicht wird doch häufiger vorkommen als Verlust zweier Schichten auf einmal — und durch Spaltung der Epidermis am Vegetationspunkt zur *Albotunicatio* zurückgeführt wurden. Die Erfahrung zeigt, daß eine am Sämling zunächst haplochlamyde Struktur nachträglich zur Diplochlamydie aufsteigen kann. — Ausdrücklich berichtet Baur (1930, S. 292f.) von einer *Pelargonium*-Chimäre, deren grüne Blätter eine farblose Epidermis besitzen und infolgedessen sogar Wachstumsstörungen zeigen; vielleicht war die Epidermis hier genisch verändert.

Monochlamydische Chimären mit farbloser Epidermis über grünem Kern — man könnte den Zustand als *status krypto-albotunicatus* oder einfach (albo-)tunicatus bezeichnen — werden bei *Pelargonium* und anderen Pflanzen mit ähnlicher Blattentwicklung sich leicht erhalten, ohne als Chimären erkannt zu werden. Eine monochlamyde Chimäre von inversem Bau geht bei derselben Blattentstehung bald zugrunde, weil ihr Mesophyll ganz farblos ist; Baur besaß von *Pelargonium* eine solche Form

eine Zeitlang (1930, S. 293). Sie kann nur dann am Leben bleiben, wenn sie wie *Pelargonium zonale* „Freak of Nature“ oder *Hydrangea hortensis* var. *nivalis* das gesunde Dermatogen zur Erzeugung von Mesophyll heranzieht. Bei den Liliaceen ist diese Art der Mesophyllbildung, wie es scheint, die Regel, und deshalb sind hier solche Chimären so häufig. Bei einer „normalen“ Dikotyle müßte der Erwerb der Mesophyllbildung aus dem Dermatogen mit dem Entstehen der Chimäre zusammenfallen, wenn sie leben bleiben soll; wahrscheinlicher ist, daß derartige Chimären bei solchen Dikotylen entstanden sind, die schon im rein grünen Zustand einen Teil des Mesophylls aus dem Dermatogen aufbauten. Wir müssen uns sicher mit der Tatsache abfinden, daß die Modalitäten der Blattentwicklung selbst bei einer und derselben Art lange nicht so konstant sind, wie wir es uns bisher sogar für große systematische Gruppen vorgestellt haben.

h) *Pelargonium zonale* var. „Golden Brilliantissima“ als status aureo-albotunicatus.

Nach der Beschreibung von Chittenden (1925, S. 51; 1927, S. 369) hat diese Varietät grünen Kern, weißen Mantel über der Blattfläche und gelben Rand mit stellenweise aufgesetzten gelben Lappen, sie ist also äußerlich genau mit *Hydrangea hortensis variegata* zu vergleichen. Wie Jones (1934, S. 105) ausführt, entspricht sie dieser auch im Bau vollkommen. Die Sämlinge sind immer gelb. Danach gehen die Eizellen aus dem Dermatogen hervor, das defekte Plastiden besitzt.

Auf der Tafel S. 106 stellt Jones die Haupttypen von Chimären, die bei *Pelargonium* und *Hydrangea* ermittelt sind, übersichtlich dar. An *Pelargonium* „Mme Salleron“ findet Jones die einzige Anomalie in der Sterilität (S. 114). Nach unserer Deutung steht „Mme Salleron“ der „Golden Brilliantissima“ in der Struktur sehr nahe und unterscheidet sich von dieser nur dadurch, daß die Epidermis nur ausnahmsweise aufgespalten wird.

12. Mutative Panaschüre und Bastardscheckung.

Wenn Paralbomaculatio und Bastardscheckung entwicklungsmechanisch wesensgleich sind, dürfen wir in einem und demselben Verwandtschaftskreis beide Erscheinungen erwarten. Wo nur mütterlich vererbte Albomaculatio bekannt ist, sollte die Bastardscheckung fehlen, auch wenn reziproke Bastarde verschiedene Laubfarbe haben.

In der Familie der *Onagraceen* ist Paralbomaculatio bekannt von *Oenothera* (und *Fuchsia*?), gescheckte Bastarde sind bei *Oenothera* häufig.

Bei *Epilobium hirsutum* wird die Laubscheckung fast nur mütterlich vererbt. Unterschiede in der Laubfarbe sind zwischen reziproken Bastarden in der Gattung mehrfach angegeben. Zum Beispiel ist *E. hirsutum* \times *parviflorum* dunkelgraugrün, *parv.* \times *hirsutum* hell freudig grün (Geith 1924, S. 135); bei *E. roseum* \times *hirsutum* ist die Farbe ein dunkles Grün, bei *hirs.* \times *roseum* ein helles Grün (Schwemmle 1927, S. 8, 11; bei meinem Material war der eine Bastard nach meiner Erinnerung zuerst fast gelblichgrün). Über gescheckte Bastarde ist nichts bekannt geworden. Aber bei den geringen Unterschieden der Reziproken wird die Scheckung, wenn sie einmal vorkommt, wohl wenig auffallen. In günstigen Fällen sollte man darauf achten, ob sich nicht doch ab und zu Scheckung zeigt.

Bei den Geraniaceen ist Paralbomaculatio bekannt von *Pelargonium* und *Erodium*, Bastardscheckung von *Pelargonium* und *Geranium*.

In der Gattung *Hypericum* kommen Paralbomaculatio und Bastardscheckung vor.

Liliaceen: Paralbomaculatio bei *Chlorophytum*. Reziproke Farbunterschiede und Bastardscheckung nicht bekannt.

In all den Familien, in denen mütterlich vererbte Albomaculatio vorkommt, ist über Bastardscheckung bis jetzt nicht berichtet. Allerdings wissen wir auch so gut wie nichts über verschiedene Farbe reziproker Kreuzungen. Ein klarer, freilich mit den aufgeführten Artkreuzungen nicht genau vergleichbarer Fall liegt für die Familie der Leguminosen vor, in der Albomaculatio oft beobachtet ist. Wenn zwei Varietäten von *Soja hispida* gekreuzt werden, von denen die eine grüne, die andere gelbe Kotyledonen hat, so folgt der Bastard in der Keimblattfarbe der Mutter, ohne Scheckung zu zeigen (Terao).

13. Zur Klassifikation der Buntheiten.

Im Gegensatz zu Correns und Baur haben Gregory (1915) und Winge (1919, S. 12ff.) die Anschauung vertreten, daß auch bei der rein mütterlich vererbten Albomaculatio Plastidenentmischung vorliegt, und ich schließe mich ihnen, wie die vorausgegangene Darstellung erkennen läßt, durchaus an, so wie es auch Chittenden, de Haan, Jones tun. Wenn Correns und Baur die Albomaculatio von *Antirrhinum* usw. für von der Albotunicatio der Pelargonien wesensverschieden hielten, so geschah das hauptsächlich deshalb, weil im ersten Fall „gemischte“ Eizellen neben den „reinen“ Keimzellen bekannt waren, im zweiten nicht. Das rührt aber, wie wir jetzt zu wissen glauben, nur davon her, daß die Albomaculatio in den Frühstadien der Ontogenese genetisch analysiert

wurde, die Paralbomaculatio später, nach der Erreichung des stabilen Chimärenzustands. Bei *Pelargonium* scheint die Entmischung der Plastiden, wenigstens wenn Weiß gegen Grün steht, sehr rasch vor sich zu gehen, so daß sie lange vor der Erreichung der Blühreife abgeschlossen ist; bei grün-gelb-scheckigen Formen erhält sich der gemischte Zustand etwas länger (Roth, S. 133). Bei *Oenothera* dürften, nach dem Aussehen der Brakteen zu schließen, „gemischte“ Keimzellen manchmal vorkommen. Bei *Antirrhinum* vollends tritt die Blühreife regelmäßig noch im weiß-fleckigen Zustand ein, aber einzelne Zweige erreichen doch im ersten Sommer das Stadium der Periklinalechimäre. Darauf, daß bei *Pelargonium* die farblosen Plastiden sich schwächer vermehren als die grünen, deuten verschiedene Anzeichen, die Entmischung nach Grün hin wird also durch das Zurückbleiben der farblosen Elemente begünstigt werden. Man könnte aber auch daran denken, daß die Geschwindigkeit der Entmischung irgendwie eine Funktion des Plasma ist; daß sie langsam verläuft, wenn die Plastiden der Meristemzellen etwa durch Strömungsbewegungen des Cytoplasma immer wieder durcheinander gemengt werden, und rasch, wenn das Plasma viskoser ist. Wenn eine solche Beziehung besteht, könnte man vielleicht durch Anwendung verschiedener Temperaturen das Tempo der Aussortierung willkürlich beeinflussen.

Correns hat auch mendelnde Buntheiten studiert, und so unterscheidet er drei Typen (1928, S. 146): „Auf der einen Seite haben wir Fälle, wo alles dafür spricht, daß eine direkte Übertragung von Plastiden ... stattfindet Auf der anderen Seite finden wir Fälle, wo ... ein mendelndes Gen vorhanden ist, das die Buntheit bedingt. Dazwischen stehen jene Fälle, bei denen es wahrscheinlich ist, daß ein krankhafter Zustand des Zellplasmas direkt weitergegeben wird, der das Ergrünen der Plastiden verhindert.“ Und er fährt fort: „Das Merkwürdige und, in meinen Augen, Unbefriedigende daran ist, daß diese drei ganz verschiedenen Ausgangsstadien alle entwicklungsgeschichtlich zu einem Mosaik führen, das im Aussehen und im anatomischen Bau im wesentlichen völlig identisch ist und deshalb eigentlich dasselbe, einheitliche Ausgangsstadium verlangt.“

Ich möchte demgegenüber meinen, daß auf den eigentlich mosaikartigen, wenig differenzierten Zustand dort, wo er von chimärischen Zuständen abgelöst wird, weniger Gewicht zu legen ist als auf die stabilen Endzustände. Bei genischer Verursachung bleibt ein Mosaik dauernd erhalten, oder es ist eine Randpanaschierung da, die anatomisch weder mit der Albotunicatio noch mit der Albocinctio identisch ist. Correns betont allerdings, daß sich auch bei der Albomarmoratio „eine auffällige

Scheidung in schwächer und stärker bunte oder ganz grüne Sektoren beobachten“ lasse (1928, S. 145). Aber nach meinen allerdings sehr spärlichen Erfahrungen an albomarmoraten Exemplaren von *Tropaeolum majus* scheint es mir doch, als ob die absolut strenge Sektorenbildung, wie sie bei der Albomaculatio sich immer einstellt, hier nicht erreicht würde. Ein Fall, über den Correns (1920, S. 228f.) berichtet, widerspricht dieser Auffassung nicht: ein Individuum einer *albopulverea*-Sippe von *Tropaeolum majus*, das einen weißbunten und einen rein grünen Sektor hatte, erwies sich im grünen Sektor als mutativ abgeändert, als Heterozygote zwischen bunt und rein grün. Man sieht, sobald idiotypisch — in diesem Fall genotypisch — verschiedene Bezirke da sind, stellt sich Chimärenbau ein, wie es ja nicht anders sein kann.

Von den drei Typen von Buntheit, die Correns unterscheidet, fallen nach meiner Meinung nur der erste und der zweite (mittlere) im entwicklungsgeschichtlichen Bild zusammen — die zunächst weit differenten Bilder der Albotunicatio, der Albocinctio, der Albosectoratio, der Albostriatio erweisen sich nur als Abwandlungen, die von dem verschiedenen Modus der Blattspreitenbildung abhängen, und zudem kommen die ersten drei Erscheinungen in den Typen eins und zwei von Correns vor —, und diese beiden Typen lassen sich auch als genetisch gleichen Wesens erkennen. Der dritte Typus, der genisch bedingte, weicht im Erscheinungsbild ab; es gibt hier sicher keine Albotunicatio und keine Albocinctio, wahrscheinlich auch keine Albosectoratio; und er ist auch genetisch anderen Wesens. Die Lage des Problems scheint mir somit durchaus befriedigend.

Am ehesten könnte der Typus zwei von Correns in dem weißbunten *Humulus japonicus* verwirklicht sein, den Winge (1919, S. 3ff.) studiert hat. Das Erscheinungsbild erinnert an die genisch verursachten Buntheiten insofern, als nur unregelmäßige Fleckung, keine Sektorierung vorkommt. Aber die Buntheit mendelt nicht, sondern wird bei Kreuzung mit rein grünen Sippen durch die Mutter allein auf sämtliche Nachkommen übertragen. Hier nimmt Winge selber eine Veränderung des Plasma an, weil es aller Wahrscheinlichkeit widerspricht, daß bei Vorhandensein von zweierlei Plastidensorten niemals rein grüne und rein blasse Eizellen gebildet werden. Eine ähnliche Buntheit bei *Capsicum annum*, die aber über Eizellen und Pollen auf alle Nachkommen übergeht, hat sich als infektiös herausgestellt (Ikeno 1930), scheidet also aus. Wie mir Herr Winge auf meine Anfrage freundlich mitteilt, hat er seinen *Humulus* ebenfalls daraufhin geprüft, ob ein durch Pfropfung

übertragbares Virus im Spiel ist, aber mit negativem Ergebnis. So steht der Fall von *Humulus* vorläufig ganz vereinzelt.

Über die interessanten Beobachtungen, die I. Andersson-Kottö an bunten Farnen gemacht hat, zu urteilen wage ich nicht.

Correns hat übrigens bei dieser Übersicht einen Typus nicht berücksichtigt, den *status leucograptus*, bei dem nicht die Buntheit als solche, sondern die Farblosigkeit durch ein mendelndes Gen bedingt ist. Auch hier ist der Endzustand typisch chimärisch, und ohne genetische Analyse ist ein *status leucodermis* von einem *status albotunicatus* bei *Arabis* wie bei *Antirrhinum* überhaupt nicht zu unterscheiden. Nach unserer Auffassung der mütterlich vererbten Albomaculatio ist diese phänotypische Übereinstimmung zweier nicht ganz wesensgleichen Erscheinungen leicht zu verstehen: es gibt am Vegetationspunkt in beiden Fällen zwei idiotypisch verschiedene Zellsorten, und gleichartige Verteilung der beiderlei Gewebearten führt in beiden Fällen zu den gleichen Erscheinungsbildern, bald zur Sektorial-, bald zur Periklinalechimäre, und hier wieder bald zu weiß-über-grün, bald zu grün-über-weiß. Ob der idiotypisch bedingte Unterschied der Farbe primär im Genom oder in den Plastiden liegt, ist natürlich gleichgültig, für das Leben der homogenen Einzelzelle wie für die histologischen Vorgänge¹).

Was die Nomenklatur anlangt, hat Winge (1919, S. 18f.) sich dahin ausgesprochen, daß kein zwingender Grund vorhanden sei, bei Übertragung der Blattfarbe durch Plastiden von „falscher Vererbung“ zu sprechen, wie Correns (1919, 1928) vorschlug. Er nimmt also den gleichen Standpunkt ein, den ich, ohne seine viel zitierte Arbeit im Original gesehen zu haben, kürzlich vertreten habe (1934, S. 261).

1) Correns sagt vom *status albotunicatus* der *Arabis albida* (er nennt ihn *status leucodermis*): „Die weiße Haut und das grüne Innengewebe stimmen in ihrem Genotypus überein, die Krankheit ist demnach nur phänotypisch bedingt“ (1919, S. 853), und Krenke (S. 605) leitet aus diesem Satz die Möglichkeit ab, die albotunicaten Formen zu den „Modifikationschimären“ zu rechnen. Später (1928, S. 157) sagt Correns: „Gene + Plasmon dürften den Genotypus in einem erweiterten Sinne, den Idiotypus (ähnlich schon von W. Siemens gebraucht) ausmachen.“ Ich habe anderswo (1934, S. 265) ausgeführt, daß wir den Begriff Idiotypus als Oberbegriff über Genotypus, Plasmotypus und Plastotypus brauchen. Ähnlich spricht Baur (1930, S. 235) von außerhalb des Zellkerns, also entweder im Protoplasma oder in den Chromatophoren lokalisierten „idioplasmatischen Unterschieden“. — Wenn Krenke dann umgekehrt die Ansicht ausspricht, daß die Epidermis sich im Lauf der Ontogenese immer idiotypisch — er sagt genetisch — vom übrigen Gewebe differenziert, daß also „alle (!) Pflanzen im Grunde als chimär gebaut betrachtet werden können“ (S. 655), so entbehrt diese Annahme jeder Begründung.

Wenn Johannsen (1926, S. 614) meint: „Überhaupt ist die eigentümliche Selbständigkeit der Chromatophoren der Pflanzen eine für die Vererbungslehre heikle Sache“, so gilt das allerdings für die Richtung in der Vererbungslehre, die nur die Kernvererbung als „echte“ Vererbung gelten lassen will. Bei einem Nomadenvolk, das lange Zeit nur bewegliche Habe gekannt hat, würde sich zunächst eine heikle Lage des Erbrechts ergeben, wenn ein Stamm zu sesshafter Lebensweise überginge. Aber in kürzester Zeit würde der betreffende Stamm seine Erbensprüche an Grund und Boden als durchaus „echt“ betrachten. Die meisten Pflanzen können nun einmal ohne grüne Chromatophoren nicht leben, und deshalb vererben sie diese Gebilde, die sie nicht de novo herzustellen vermögen, auf die Nachkommen, wie sie die Chromosomen vererben. Sowie die Vererbungslehre die Tatsache, daß die Qualität der Plastiden für die Erzeugung der lebenswichtigen Pigmente genau so wichtig ist wie es die Chromosomen sind, anerkennt, wird sie aus ihrer heiklen Lage herauskommen.

Vom Standpunkt der experimentellen Genetik aus sind die verschiedenen Modi der Gewebeanordnung bei den bunten Pflanzen zu vernachlässigen. Wenn wir den unklaren Fall des *Humulus japonicus* außer acht lassen, sind folgende Typen der Buntheit zu unterscheiden:

1. Die durch ein stabiles „Zeichnungs“-Gen verursachte Albomarmoratio, Albomarginatio usw. (vgl. de Haan 1933, S. 366).

2. Die durch ein labiles Gen gekennzeichneten Buntformen (vgl. de Haan 1933, S. 368).

3. Der durch das Nebeneinander einer stabil grünen und einer stabil blassen, genisch verschiedenen Sippe, bei gleichartiger Beschaffenheit der Plastiden, charakterisierte *status leucograptus*.

4. Der durch das Nebeneinander von Zellen mit grünen und von Zellen mit primär veränderten blassen Plastiden, bei einheitlicher genischer Beschaffenheit, gekennzeichnete *status albomaculatus*. Wenn wir wollen, können wir hier noch die *Albomaculatio sensu stricto* von der *Paralbomaculatio* trennen, je nachdem Plastiden nur über das Ei oder auch über den Pollen weitergegeben werden.

Bei dem Typus 1. kommen chimärische Strukturen nicht vor, bei dem Typus 2. werden vor allem Sektorialchimären gelegentlich beobachtet, dagegen sind die stabilen Endzustände der Typen 3. und 4. immer von Chimärenart, im günstigsten Fall von periklinaler. Eine chimärische Struktur wird als solche nie auf geschlechtlichem Weg vererbt, sondern aus einem *status albomaculatus* bzw. *leucograptus* bilden sich im Lauf der Ontogenese die verschiedensten chimärischen

Strukturen heraus, je nach der zufälligen Anordnung der Komponenten am Vegetationspunkt und je nach der Art der Blattentwicklung¹⁾. Der *status leucographus* und seine chimärischen Abwandlungen sind auf geschlechtlichem Weg überhaupt nicht zu konservieren; höchstens kann eine Neigung zu Mutation der Chlorophyllgene vererbt werden. Die Albomaculatio im engeren Sinn kann vor dem Übergang zum Chimärenzustand durch die Eizellen propagiert werden, die Paralbomaculatio ebenso, aber diese letzte kann zudem durch Kreuzung von Weiß und Grün auch aus den chimärischen Zuständen immer wieder gewonnen werden.

14. Nochmals über die Scheckung der *Oenothera*-Bastarde.

Die Anschauung, daß die *Oenothera*-Arten qualitativ verschiedene Plastiden besitzen, habe ich allein in der Arbeit von 1924 durch mehr als 120 Verbindungen belegt, und in späteren Veröffentlichungen (vgl. oben S. 235) sind weitere Erfahrungen mitgeteilt worden. In der Literatur werden fast nur die Kreuzungen zwischen *O. Lamarckiana* und *O. Hookeri* erwähnt, und auch die werden nicht immer richtig dargestellt. Es ist also wohl angezeigt, noch einmal Tatsachen sprechen zu lassen. Alles seit 1925 neu gewonnene Versuchsmaterial in Hunderten von Verbindungen vorzuführen, scheint mir überflüssig. Aber eine kleine Auswahl von Versuchen, die im vergangenen Sommer eigens zur Beobachtung der Laubfärbung angestellt wurden, möchte ich im folgenden mitteilen. Es handelt sich darum, noch einmal zu zeigen, daß die in einer gewissen Verbindung farblosen Plastiden jederzeit zum Ergrünen zu bringen sind, wenn sie mit geeigneten Genomkombinationen zusammengebracht werden und daß sie dabei immer die für die Ausgangssippe charakteristischen, spezifischen Eigenschaften behalten.

a) *O. Hookeri-curva*.

Zu den Komplexen, deren Verbindungen sehr häufig farblos sind, gehört *curvans*, der Pollenkomplex der *Oenothera muricata*. Auch die Kreuzung *O. Hookeri* \times *O. muricata* liefert nur blasse, sehr bald sterbende Sämlinge (R. 1925, S. 109). Dieselbe Verbindung ¹*Hookeri* · *curvans* ist aber als kräftiger, schön grüner Bastard zu gewinnen aus der reziproken Kreuzung *O. muricata* \times *O. Hookeri*, freilich recht selten, weil *curvans* in den Samenanlagen der *O. muricata* selten aktiv ist (1925, S. 109);

1) Heribert Nilsson glaubt an „chimärogene Faktoren“ (1930, S. 47). Er meint z. B., eine Mosaiklinie habe einen Faktor, „der eine Mosaiklagerung der Gewebe verursacht“. Ob er sektorale und periklinale Lagerung der Gewebe ebenso erklären will, ist nicht ausdrücklich ausgesprochen.

etwas häufiger aus *rubicurva* \times *Hookeri*, wobei aber *rubens* \cdot *curvans* wieder als metakliner Bastard aus *muricata* \times *biennis* oder auf einem ähnlichen Weg gewonnen sein muß, weil (*biennis* \times *muricata*) *rubicurva* auch farblos ist. In einer solchen Kreuzung *rubicurva* (mit Plasma und Plastiden von *muricata*) \times *Hookeri* erschienen neben 74 grünen, ungescheckten *rubens* \cdot ^h*Hookeri* 6 kräftige *curvans* \cdot ^h*Hookeri*, davon 3 ganz grün, 3 mit hell grünlichgelber bis weißlichgelber Scheckung. Die blassen Teile dieser Schecken haben dieselbe Farbe wie die lebensunfähigen Sämlinge der Kreuzung *Hookeri* \times *muricata*. Ich schließe aus dem Ausfall der Kreuzungen, daß mit der Kernkombination *curvans* \cdot ^h*Hookeri* wohl die Plastiden von *O. muricata*, aber nicht die der *O. Hookeri* ergrünen können. Von solchen Scheckpflanzen wurden sowohl ganz blasse Zweige wie Zweige mit weißrandigen Brakteen zu Befruchtungen verwendet, daneben zum Vergleich auch ein rein grünes Individuum.

Hookeri-curva hat nach Cleland (1932, S. 575) in der Diakinese einen 6- und einen 8-Ring; ob sich bei meinem Material öfter ein freies Paar löst, ist noch nicht sicher¹⁾. Die Aufspaltung ist noch nicht genau studiert, doch ist soviel sicher, daß außer der üblichen Spaltung nach der Blütengröße in den Keimzellen neben ^h*Hookeri* ein Mischkomplex auftritt, der von ^h*Hookeri* den Tupfenfaktor P besitzt, von *curvans* einen Spreizkelchfaktor Spr und vielleicht den Nickfaktor Cu; er soll Spr-^h*Hookeri* heißen, unter der Annahme, daß er von ^h*Hookeri* 4, von *curvans* 3 Chromosomen enthält. Der korrelierte Mischkomplex, rot-randige (marginale) Blätter M und vielleicht aufrechten Stengel vererbend, soll spr-*curvans* heißen, unter der Voraussetzung, daß er 4 Chromosomen von *curvans* und 3 von ^h*Hookeri* besitzt. Er ist im Pollen selten, in den Eizellen nie angetroffen worden; für den unveränderten Komplex M Spr Cu-*curvans* gilt dasselbe. Die Keimzellen sind also im wesentlichen ^h*Hookeri* und Spr-^h*Hookeri*. Homozygotische Cu-*Hookeri* scheint nicht zu leben.

Diese Einsicht ist gewonnen aus der Kreuzung *Hookeri-curva* grün \times *suaveolens*, in der nur grüne m P-*Hookeri*-flava auftritt (74 Stück), selten typisch, meist kleinblütig und teilweise mit spreizenden Kelchzipfeln und vielleicht mit nickenden Gipfeln; und aus der Selbstbefruchtung der grünen *Hookeri-curva*, die 6 mP-*Hookeri* lieferte, alle untypisch, kleinblütig, teilweise spreizkelchig, vielleicht nickend, und 2 grüne M P-

1) Cleland hat die *O. muricata* von de Vries verwendet; auch er hat die *Hookeri-curva* nur in einem gescheckten Individuum aus *muricata* \times *Hookeri* aufziehen können.

Individuen, vielleicht beide mit aufrechten Gipfeln, also mP -^b*Hookeri* · *M spr-curvans*.

Früher (1925, S. 111 ff.) habe ich über eine *Hookeri-curva* berichtet, die aus (*Lamarckiana* × *Hookeri*) *laeta* × *muricata* gewonnen war, also Plasma und Plastiden von *Lamarckiana* besaß. Damals schienen mir die spreizkelchigen Typen der Nachkommenschaft aufrecht, während ich sie im vergangenen Sommer nicht selten leicht nicken sah. Welche Beobachtung die richtige ist, kann ich noch nicht entscheiden, weil einerseits die Wirkung des Cu-Faktors in manchen Verbindungen schwach und vorübergehend ist, andererseits ein echtes Nicken der Stengel durch mechanische Verbiegungen vorgetäuscht werden kann. Für die augenblickliche Betrachtung ist die Entscheidung ohne Bedeutung.

Wenn die blassen Teile der Shecken *Hookeri*-Plastiden enthalten, muß die Selbstbestäubung solcher blasser Zweige wieder farblose *Hookeri-curva* bringen, aber grüne *Hookeri*-Homozygoten; die Bestäubung mit dem Pollen der *O. muricata* muß lauter farblose Sämlinge bringen; aus der Kreuzung mit *Hookeri* als Vater müssen grüne *Hookeri*-Homozygoten hervorgehen, aus der Verbindung mit *Hookeri* als Mutter ebenso; die Kreuzung mit *suaveolens* ♂ muß grüne *Hookeri-flava* liefern, weil von früher bekannt ist, daß (*Hookeri* × *suaveolens*) *flava*, also mit *Hookeri*-Plastiden, grün ist; die Kreuzung mit *O. Lamarckiana* als Mutter muß ungescheckte grüne *Hookeri-laeta* und blaßgrüne, teilweise sattgrün gescheckte *Hookeri-velutina* hervorbringen; ebenso muß die *Hookeri-laeta* in der Kreuzung mit (*biennis* × *Lamarckiana*) *albilaeta* ♀ grün ausfallen (vgl. R. 1925, S. 125).

All diese Voraussagen finden sich in den unten mitgeteilten Protokollen bestätigt. Was sich nicht voraussagen ließ, ist das Verhalten der Mischkomplexe. Es ergibt sich, daß Spr -^b*Hookeri* im Zusammenspiel mit ^b*Hookeri* die *Hookeri*-Plastiden ergrünen läßt und im Zusammenspiel mit *velans* sowohl die *Hookeri*- wie die *Lamarckiana*-Plastiden; denn auch die spreizkelchige *Hookeri* aus der Selbstbestäubung der blassen *Hookeri-curva* ist grün, und die spreizkelchige *Hookeri-velutina* aus *Lamarckiana* × *curva* blaß ist ebenfalls grün. Weiter ergibt sich, daß *spr-curvans*, mit drei Chromosomen von ^b*Hookeri*, im Zusammenspiel mit ^b*Hookeri* die *Hookeri*-Plastiden ergrünen läßt, und im Zusammenspiel mit *velans* und sogar mit *gaudens* nicht nur die Plastiden der *O. Hookeri*, sondern auch die der *O. Lamarckiana*; denn die *Hookeri-M-curva* aus der Selbstbestäubung und ebenso die *Spr-Hookeri-velutina*, die *M-curvivelutina* und sogar die *M-curvilaeta* aus der Kreuzung mit *O. Lamarckiana* ♀ sind grün. Aus diesen Erfahrungen folgt nebenbei, daß

das Gen oder die Gene von *curvans*, die das Ergrünen der *Hookeri*-Plastiden in der *Hookeri-curva* und der *Lamarck*-Plastiden in der *curvilaeta* verhindern, in der Spr enthaltenden Chromosomengruppe liegen, und daß das Gen oder die Gene von ^h*Hookeri*, die das Ergrünen der *Lamarckiana*-Plastiden in der *Hookeri-velutina* erschweren, in der homologen, spr enthaltenden Gruppe liegen.

Warum die *Hookeri-albata* aus (*biennis* × *Lamarckiana*) *albilaeta* großblütig F_n × *Hookeri* blaßgrün geworden ist, nicht sattgrün wie in der Kreuzung *albilaeta* F_1 × *Hookeri* (R. 1925, S. 125), kann ich noch nicht sagen. Wenn es nur Spr-*albata* gewesen wären, wäre nichts Verwunderliches daran, aber es schienen auch typische *albata* dabei.

Belege.

Hookeri-curva 2 gescheckt, ganz blaßgrüner Zweig, selbstbestäubt: gekeimt 58 grüne, 4 gelbgrüne, schwach, bald gestorben, wohl *curva*; zur Blüte gekommen 54 grüne, m-*Hookeri*, meist nicht typisch, meist kleinblütig, dazu viele Spr, vielleicht nickend, und 4 marginale ^h*Hookeri*-Mspr-*curvans*. 1935/204.

Hookeri-curva 3 gescheckt, weißrandiger Zweig selbstbestäubt: gekeimt 36 grüne, 1 gelb, gestorben; blühend 34 grüne *Hookeri*, vielförmig wie vorher, 1 M-*curva*. 1935/205.

Dasselbe: 37 grüne *Hookeri*, 2 M-*curva*, kein blasser Sämling. 1935/208c.

Hookeri-curva 3 weißrandig × *Hookeri*: 35 grüne Sämlinge, kein blasser; blühend 35 grüne *Hookeri*, mit sehr verschieden großen Blüten, teilweise spreizkelchig, vielleicht nickend, keine M. 1935/207.

Hookeri-curva 3 weißrandig × *muricata*: 5 blaßgrüne Sämlinge, bald eingegangen, keine grünen. 1935/208a.

Dasselbe: 7 blaßgrüne wie vorher, 1 grüne *Hookeri* durch Selbstbestäubung. 1935/208b.

Hookeri-curva 3 weißrandig spontan bestäubt: 51 grüne Sämlinge, 6 gescheckte, 8 gelbe bald eingegangen. Blühend 64, meist *Hookeri* verschiedener Typen wie aus Selbstbestäubung, 2 M-*curva*, 4 grüne *Hookeri-flava*, 2 scheckige *flava*-ähnlich. 1935/206.

Hookeri × *Hookeri-curva* weißrandig: 77 grüne Sämlinge, kein Scheck. Blühend 77 *Hookeri*, wenige typisch, mit zusammenneigenden Kelchzipfeln, großblütig, meist kleinblütig, dazu viele spreizkelchig, keine M. 1935/211.

r-*Lamarckiana* × *Hookeri-curva* weißrandig: in den Keimschalen 41 grün, *laeta*-artig, 32 *velutina* blaßgrün, teilweise sattgrün gescheckt, 6 zierlichere *curva*-ähnliche, mit erst gelblichgrünen Kotyledonen, dann besser grün werdend. Blühend 21 *Hookeri-laeta* grün, teils typisch, teils Spr, vielleicht nickend; 21 Spr-*Hookeri-velutina* grün; 32 *Hookeri-velutina* blaßgrün, einige sattgrün gescheckt; 1 M-*curvivelutina*; 1 M-*curvilaeta*, groß, großblütig. 1935/210.

(*biennis* × *Lamarckiana*) *albilaeta* großblütig F_n × *Hookeri-curva* weißrandig: 39 grüne, nicht gescheckte Sämlinge, 5 blaßgrüne. Blühend 39 *Hookeri-laeta*, teils annähernd typisch, teils Spr, vielleicht nickend; 5 *Hookeri-albata*, aus den blaßgrünen Sämlingen hervorgegangen. 1935/209.

Die in der *Hookeri-curva* farblosen Plastiden haben sich also in allen kontrollierbaren Verbindungen so benommen, wie es von *Hookeri*-Plastiden bekannt ist; weil sie *Hookeri*-Plastiden sind. Besonders eindrucksvoll ist die Entstehung grüner *Hookeri* aus selbstbestäubter blasser *Hookeri-curva*, und die Grünscheckung der blassen *Hookeri-velutina* aus *Lamarckiana* \times *Hookeri-curva* blaß.

b) *O. rubi-eflexa*.

Wie ich früher (1924, S. 317) mitgeteilt habe, ist die abgeleitete *O. cruciata* ($\text{pingens} \cdot \text{flectens}$) aus der Kreuzung *O. cruciata* \times (*biennis* \times *cruciata*) *albiflexa* teilweise gescheckt, weil der *flectens*-Pollen der *albiflexa biennis*-Plastiden ins Ei mitbringt. In der Kreuzung *O. biennis* \times (*cruciata* \times *suaveolens*) *flaviflexa* entsteht u. a. auch die Verbindung *albicans* \cdot fl-*flectens*, mit einem Komplex, der im wesentlichen *flectens* ist, aber den Nickfaktor fl gegen fl von *flavens* (Chromosom 1·4) vertauscht hat (vgl. R. 1933, S. 219, 239). Dieser auch *eflectens* genannte Komplex verhält sich in seiner Einwirkung auf die Plastiden ebenso wie *flectens*. *Rubens* z. B. kann mit *eflectens* nicht ergrünen, wenn die Plastiden von *O. biennis* stammen, wohl aber mit *cruciata*-Plastiden. Eine solche reingrüne *rubi-eflexa* (die meist nur *rubens*-Eizellen hat) wurde mit dem Pollen von *albi-eflexa* bestäubt, und unter den 80 *rubi-eflexa*-Nachkommen waren nicht weniger als 53 gelblichweiß gescheckte (1933/190); es bestätigt sich wieder, daß die *biennis*-Chromatophoren sehr aktiv sind, auch wenn sie nicht ergrünen. Dieselbe grüne *rubi-eflexa* gibt, wie zu erwarten, mit *cruciata* ♂ nur reingrüne *rubiflexa* (58 Stück, 1933/188), mit *albirclutina* ♂ nur reingrüne *rubirclutina* (56 Stück, 1933/189).

Von einem rotenervigen Grün-Weiß-Scheck aus der Kreuzung *rubi-eflexa* \times *albi-eflexa* wurde ein völlig albotunicater Zweig, dessen Keimzellen also *biennis*-Plastiden besaßen, zu Bestäubungen benützt. Bei spontaner Bestäubung, die wohl zur Hauptsache zu Selbstbestäubung führte, lieferte dieser Zweig fast nur ganz farblose Sämlinge (78 Stück; 1934/224), nur einer hatte einen grünen Fleck, vielleicht von einem fremden Pollenkorn.

R-*biennis*-München \times *rubi-eflexa* weißrandig muß geben: rein grüne *biennis* - *albicans* \cdot *rubens* - gefunden sind 22 rein grüne; reingrüne *albicans* \cdot *eflectens* - gefunden 44 rein grüne; ganz weiße *rubens* \cdot *eflectens* gefunden 3 ganz weiße; 1935/226.

biennis-cruciata \times *rubi-eflexa* weiß(randig) muß dieselben Formen wie vorher geben: gefunden 11 grüne *biennis*, 38 grüne *albi-eflexa*, 1 weiße *rubi-eflexa*; 1935/225.

cruciata × *rubi-eflexa* weiß muß geben: *pingens* · *rubens*, *pingens* · *eflectens*, selten *eflectens* · *rubens*, alle 3 Kombinationen grün und teilweise gescheckt. Leider haben die Samen nicht gekeimt.

Lamarckiana × *rubi-eflexa* weiß muß geben: grüne *velans* · *rubens* — gefunden 38 grüne; grüne *velans* · *eflectens* — gefunden 24 grüne; *gaudens* · *eflectens* wäre farblos, wenn *eflectens* die typische Konstitution hätte; in Wirklichkeit hatte die betreffende *eflectens*-Pollenzelle aus *albicans* den Behaarungsfaktor *pil* eingetauscht (vgl. R. 1933, S. 225), und in dieser Form läßt der Komplex, wie mir aus anderen Verbindungen bekannt ist, die *laeta* auch mit anderen als *cruciata*-Plastiden ergrünen; gefunden 2 grüne. 1935/236.

r-muricata × *rubi-eflexa* weiß muß geben: grüne *rigens* · *rubens* — gefunden 7 grüne. Von *rigens* · *eflectens* war nur so viel sicher, daß sie im wesentlichen grün ausfallen würde; ob sie gescheckt sein könnte, war nicht vorauszusagen; sie wurde ganz grün (76 Stück), also können die *biennis*-Plastiden in ihr ergrünen. Ein glücklicher Zufall wollte es, daß auch 2 metakline *curvans* · *eflectens* auftraten, eine Verbindung, die mit *biennis*-Plastiden nicht grün wird; tatsächlich war die eine der beiden Pflanzen weiß gescheckt. 1935/237.

R-muricata × *R-rubi-eflexa* weiß kann keine *rubirigida* geben, weil diese als R-Homozygote nicht lebt. Die *rigi-eflexa*, 66 Stück, war wieder meist reingrün, aber 2—3 Individuen zeigten in der Jugend Spuren von Scheckung. *Curva* fehlte. 1935/238.

rubicurva (mit Plasma und Plastiden von *O. muricata*) × *rubi-eflexa* weiß muß geben: grüne, teilweise weißgescheckte *rubens* · *eflectens* — gefunden 40 rein grüne und 17 gescheckte; das einzige Individuum von *curvans* · *eflectens* war wieder, wie zu erwarten, gescheckt. 1935/239.

suaveolens × *rubi-eflexa* weiß muß geben: grüne *albicans* · *rubens* — gefunden in zwei Kreuzungen auf zwei *suaveolens*-Individuen 8 + 2 grüne; grüne *albicans* · *eflectens* — gefunden 5 + 2 grüne; gelbgrüne, nicht dunkelgrün gescheckte *flavens* · *rubens* — gefunden 30 + 30 gelbgrüne, nicht dunkelgrün gescheckte; *flavens* · *eflectens* wäre mit typischem *eflectens* farblos, ist aber mit *pil-eflectens* hellgrün — gefunden 27 + 23 hellgrüne. 1935/240 und 241.

Die in der *rubi-eflexa* farblosen Plastiden haben sich also in allen Verbindungen so benommen, wie es von *biennis*-Plastiden bekannt ist: weil sie *biennis*-Plastiden sind.

Die Aszendenz der beiden grünen Pflanzen, deren Verbindung gescheckte *rubi-eflexa* geliefert hatte, ist bemerkenswert. Die *rubi-eflexa*, genauer *P-rubi-eflexa*, hat folgende Geschichte:

cruciata \times (*Lamarek* \times *cruciata*) *flexivelutina* F, (aus 1925/192) gab unter anderem eine *pingens* \cdot Lor *Z-velans* (Lor *Z-velans* ist ein Mischkomplex, der 4 Chromosomen von *velans*, 3 von *flectens* besitzt; vgl. R. 1933a, S. 125; dazu 1933b, S. 239), dunkelgrün; 1926/178.

suaveolens \times *Z-pictivelutina* gab unter anderem gelbgrüne, teilweise stark dunkelgrün gescheckte *flavens* \cdot *Z-velans*. Die gelben Plastiden sind die von *suaveolens*, die dunkelgrünen von *cruciata*, aus dem Pollen. 1927/61.

Z-flavivelutina selbstbestäubt gab grüne, gelbe und gescheckte Nachkommen, war also gescheckt gewesen. 1928/274.

Z-flavivelutina (wohl ein gut grünes Individuum mit *cruciata*-Plastiden) \times *cruciata* gab u. a. dunkelgrüne *P-flavens* \cdot *flectens*; 1929/167. Nach anderen Erfahrungen konnte die *P-flaviflexa* nur grün werden, weil sie *cruciata*-Plastiden hatte.

P-flaviflexa \times *R-biennis* gab u. a. Lor *P-flectens* \cdot *rubens*, teils ganz grün, teils hellgelb gescheckt, weil der Pollen *biennis*-Plastiden mitbrachte. 1930/178.

P-rubi-flexa grün selbstbestäubt, gab in zwei Generationen nur grüne *P-rubi-flexa*. 1931/358 und 1932/255.

P-rubiflexa (aus 1932/255) \times *albi-flexa* ist schon geschildert, gab grüne und gescheckte *p-rubiflexa*; 1933/190. Ein geschecktes zweijähriges Individuum wurde 1934 zu den Kreuzungen verwendet.

In der *p-rubi-flexa* von 1934 lebten also Cytoplasma von *O. suaveolens* und Plastiden von *O. cruciata*. Diese Plastiden hatten zwei Generationen lang mit dem artfremden Komplex *flavens* und dem zu mehr als zur Hälfte artfremden Komplex Lor *Z-velans* zusammengelebt, dann eine Generation mit dem aus zwei fremden Arten hergeleiteten Komplex *P-flavens* und dem arteigenen Komplex *flectens*, dann drei Generationen lang mit dem artfremden Komplex *rubens* und dem zu mehr als zur Hälfte artfremden Mischkomplex Lor *P-flectens*. Nach diesen Schicksalen erwiesen sie sich noch immer als typische *cruciata*-Plastiden.

Die Lor *m-albi-flexa* von 1932 stammte aus der Kreuzung *O. biennis* \times *flari-flexa* (1929/213), war seitdem durch Inzucht fortgepflanzt (1930/145; 1931/151; 1932/183), stand also im Jahre 1932 in der vierten Generation. Ihre Plastiden lebten im angestammten *biennis*-Plasma, auch mit dem angestammten *albicans*-Komplex zusammen, aber der zweite Komplex war aus artfremden Elementen zusammengesetzt, besaß 4 Chromosomen von *flavens* und 3 von *flectens*. In den Jahren 1933 und 1934 lebten sie in den blassen Teilen der scheckigen *p-rubi-flexa* in *suaveolens*-Plasma, mit dem arteigenen *rubens*-Komplex und dem artfremden Lor *m-flectens*-Komplex. Diese Plastiden erwiesen sich noch im Jahr 1935 als typische *biennis*-Plastiden.

c) *O. cruciata*.

Die abgeleitete Kreuzung *O. (cruciata* \times *Lamarekiana*) *pictilacta* \times *cruciata* liefert gewöhnlich grüne *pingens* \cdot *flectens* — *cruciata* und grüne *gaudens* \cdot *flectens* — *flexilacta*. So entstanden einmal 17 grüne *cruciata*

und 16 grüne *flexilaeta* (1934/147). Bei Bestäubung eines Schwesterexemplars derselben *pictilaeta* mit *cruciata*-Pollen erschienen aber nur 3 grüne Sämlinge und daneben 36 ganz weiße und 15 grün-weißgeseckte (1934/149). Der betreffende Zweig der *pictilaeta* hatte also Plastiden von dem Vater *Lamarckiana* bekommen, und die Sämlinge, die teils *cruciata* teils *flexilaeta* darstellten, konnten nur in den Teilen ergrünen, die mit *cruciata*-Plastiden aus dem Pollen ausgestattet waren. Zur Blütezeit waren 4 *cruciata* ganz grün, 11 mehr oder weniger stark weißgeseckelt, von 2 *flexilaeta* war eine ganz grün, eine stark weißgeseckelt. Daß so viele *cruciata* grün wurden, hängt vielleicht damit zusammen, daß die *cruciata*-Plastiden in völlig adäquate Umgebung kamen, nämlich in *cruciata*-Plasma und in Kooperation mit den angestammten Genomen *pingens* und *flectens*; bei der *flexilaeta* war von den 4 idiotypischen Elementen eines fremd, nämlich das Genom *gaudens*. An den geseckelten *cruciata*-Individuen wurden einige Zweige albotunicat mit ungewöhnlich schmalen, weißem Blattrand und mit auf der Blattfläche stellenweise unterbrochener blasser Subepidermialschicht; der Pollen der weißrandigen Zweige war sehr spärlich.

Bei Selbstbefruchtung der Blüten weißrandiger Zweige der abgeleiteten *cruciata* waren lauter farblose Sämlinge zu erwarten. Gefunden wurden 4 grüne und 2 grün-weißgeseckelte *cruciata* (1935/213). Die Keimzellen waren also teilweise aus dem grünen Kerngewebe hervorgegangen, wie es ja auch bei albotunicaten Pelargonien vorkommt, und nach dem Befund über die Mängel der farblosen Tunica an Laubblättern und Brakteen ist das nicht verwunderlich. Wir haben somit auch sonst mit grünen Keimzellen neben den weißen zu rechnen.

cruciata weißrandig \times *cruciata* normal gab einmal 3 grüne und 4 grün-weißgeseckelte *cruciata* (1935/214). Ein anderes Mal 19 grüne und 18 meist schwach geseckelte (vielleicht 3 ganz farblose, früh gestorben); zur Blütezeit waren 28 grün und 9 geseckelt (1935/215).

cruciata weißrandig spontan bestäubt: 24 grüne *cruciata*, 4 scheckige *cruciata*; 4 dunkelgrüne *pingens* \cdot *velans*; 9 grüne *pingens* \cdot *gaudens*, eine davon gelbgeseckelt; 1 *pingens* \cdot *percurvans*, grün, vielleicht mit Spuren von Scheckung. 1935/216.

cruciata weißrandig \times R-biennis: 62 *rubipicta*, grün, aber die meisten gelb bis weißgeseckelt (1935/217). Der Befund ist noch nicht ganz klar. Entweder hatten alle Eizellen der betreffenden Blüten *cruciata*-Plastiden, dann war der Erfolg der Kreuzung kein anderer als wenn normale *cruciata* verwendet worden wäre. Oder aber, was ich für wahrscheinlicher halte, die Verbindung *pingens* \cdot *rubens*, die mit *biennis*-

Plastiden blaß wird, ergrünt mit *Lamarckiana*-Plastiden ebensogut wie mit denen von *cruciata* — das ist wohl denkbar, weil *pingens* · *gaudens* rein grün ist und *gaudens* und *rubens* fast identisch sind —, und als unverträgliche Elemente treten nur die durch den Pollen eingeschleppten *biennis*-Plastiden in die Erscheinung. Auf keinen Fall spricht der Ausfall des Versuchs dagegen, daß die blassen Plastiden der weißrandigen *cruciata* die Qualitäten von *Lamarckiana*-Plastiden haben.

cruciata weißrandig \times (*biennis* \times *Lamarck.*) *albivelutina*: 60 grüne, nicht gescheckte *pingens* · *velans*. Wieder ist nicht sicher zu sagen, ob Eizellen mit (farblosen) *Lamarckiana*-Plastiden in Aktion getreten sind, aber es ist doch wahrscheinlich; und solche müssen mit *velans* ebensogut grüne *pictivelutina* liefern wie die mit *cruciata*-Plastiden ausgestatteten Eizellen, weil die gewöhnliche (*cruciata* \times *Lamarckiana*) *pictivelutina* immer ungescheckt grün gefunden worden ist. Daß gar keine Schecken auftreten würden, war nicht sicher vorauszusehen, denn wie sich die *biennis*-Plastiden der *albivelutina* zu der Genomverbindung *pictivelutina* verhalten, ist an gewöhnlicher *cruciata* noch nicht geprüft. 1935/218.

R-biennis \times *cruciata* weißrandig: 8 grüne *albicans* · *flectens*, 5 weiße *rubens* · *flectens*, davon eine grünfleckig (1935/219). Der Versuch sagt nichts für und nichts wider. Ginge der Pollen der weißrandigen *cruciata* immer aus dem farblosen Mantel hervor, so hätte alle *rubiflexa* rein weiß sein müssen.

Weil die Keimzellen der weißrandigen *cruciata* nicht immer aus dem farblosen Gewebe gebildet werden, sind die Ergebnisse nicht ganz eindeutig. Aber daß die farblosen Plastiden in gewissen Genomkombinationen der Erwartung entsprechend ergrünt sind, ist doch höchst wahrscheinlich. Es wäre sonderbar, wenn die Blüten in den Achseln weißrandiger Brakteen gerade in den zwei vorletzten Kreuzungen nur grüne Eizellen besessen hätten, während sie bei den 4 vorangehenden Verbindungen auch farblose Eizellen hatten.

d) *O. flexilaeta*.

Die gescheckte *flexilaeta*, deren Entstehung eben geschildert worden ist, hatte weißrandige Zweige mit tauglichem Pollen; einige ganz farblose Zweige trugen geschlossen bleibende Blüten mit sterilen Antheren.

Aus der Verbindung *O. Lamarckiana* \times *flexilaeta* weißrandig waren zu erwarten: grüne, nicht gescheckte m-*Lamarckiana* = *velans* · *gaudens* — gefunden 11 grüne m-*Lamarckiana*; grüne, etwas gelbliche *velans* · *M-flectens* — gefunden 27 gelblichgrüne *M-flexivelutina*; farblose, nicht grüngescheckte *gaudens* · *M-flectens* — gefunden 8 ganz blasse Sämlinge. 1935/221.

Aus der Verbindung (*biennis* \times *Lamarck.*) *albilaeta* \times *flexilaeta* weißrandig waren zu erwarten: farblose, nicht grüngescheckte *gaudens* · *flectens* — gefunden 38 ganz blasse Sämlinge; grüne *albicans* · *flectens* — gefunden 2 schwache hellgrüne; grüne *albicans* · *gaudens* — nicht aufgetreten, was nichts weiter besagt. 1935/220.

Wesentlich ist vor allem, daß die blasse *flexilaeta*, im ganzen 46 Stück, nie grünscheckig war. Bei Verwendung des Pollens von normaler *O. cruciata* wären darunter sicher einige grünscheckige Exemplare gewesen, weil der Pollen *cruciata*-Plastiden mitgebracht hätte. Der *flectens*-Pollen der weißrandigen Zweige der *flexilaeta* konnte das Ergrünen der neuen *flexilaeta* nicht zuwege bringen, weil er *Lamarckiana*-Plastiden besaß. Die Pollen-Plastiden der weißrandigen *flexilaeta* riefen aber in den 38 grünen *Lamarckiana*- und *flexivelutina*-Individuen auch keine Weißfleckung hervor, weil sie eben gesunde *Lamarckiana*-Plastiden waren.

e) *O. (Lamarckiana* \times *Hookeri*) *velutina*.

Zur Vervollständigung der früher (1924, S. 314f.) mitgeteilten Versuche wurden mit einer blassen, also mit *Lamarckiana*-Plastiden ausgestatteten *Hookeri-velutina* zwei Verbindungen hergestellt.

Hookeri normal \times *Hookeri-velutina* blaß soll grüne, selten gelbscheckige *Hookeri* und *Hookeri-velutina* liefern. Gefunden 75 grüne und eine sehr schwach gescheckte.

Lamarckiana \times *Hookeri-velutina* blaß soll grüne *Lamarckiana* und *Hookeri-laeta* und blaßgrüne, nicht gescheckte *Hookeri-velutina* geben. Gefunden 34 grüne *Lamarckiana* und *laeta*, 39 blaßgrüne, nie gescheckte *velutina*. Man vergleiche damit den Befund der Kreuzung *Lamarckiana* \times *Hookeri-curva* weißrandig (oben S. 271).

f) *O. rubiflava, lutescens*.

Eine mit Plasma und Plastiden von *O. muricata* ausgestattete *RM-rubiflava*, mit normalem *rubens*, aber mit durch Aufnahme von M aus *curvans* verändertem *flavens*, ziehe ich nun in der 15. Inzuchtgeneration. Sie ist noch immer dunkelgrün, also sind ihre Plastiden noch immer *muricata*-Plastiden und in ihrer Qualität nicht etwa unter der Einwirkung der Genome *rubens* und *flavens* den Chromatophoren von *O. biennis* oder *suaveolens* angeähnelte. Denn wenn sie in diesem Sinn verändert wären, sollte das Laub blaß werden. Schon die *m-rubiflava* ist ja mit *biennis*- und mit *suaveolens*-Plastiden gelbgrün, und vollends in der *M*-Form ist die Verbindung ganz lebensunfähig (1924, S. 324). Auch die Kreuzung mit

O. muricata ♂ zeigt, daß die Plastiden dieser *rubiflava* sich von denen der *O. muricata* nicht unterscheiden. Denn während (*biennis* × *muricata*) *rubicurva* und (*suaveolens* × *muricata*) *flavicurva* ganz farblos oder durch Pollenplastiden grünscheckig sind, werden beide Kombinationen rein grün, wenn sie aus dieser *M-rubiflava* × *muricata* gewonnen werden; bei der letzten Kreuzung (1934/86) waren es 49 *flavicurva* und eine *rubicurva*. Auch die Kreuzung *O. muricata* × *M-rubiflava* gibt nur grüne Nachkommen (69 *rigens* · *flavens*, 1 *rigens* · *rubens*; 1935/254); der Versuch sagt nicht viel, spricht aber sicher auch nicht dagegen, daß die Plastiden der *O. muricata* von denen der 14. Generation der *M-rubiflava* ununterscheidbar sind. Und sobald *biennis*-Plastiden in das idiotypische System der *M-rubiflava* eingeführt werden, etwa durch die Kreuzung *M-rubiflava* × *biennis*, geben sie sich als von den Plastiden der *rubiflava* tief verschieden zu erkennen: die jetzt auftretende *M-flavens* · *R-rubens* ist im wesentlichen noch dunkelgrün, aber die Pflanzen sind größtenteils hell gescheckt (36 Schecken neben 53 ganz grünen; 1935/251). Und umgekehrt vermag der Pollen der *M-rubiflava* bei der Kreuzung mit *O. biennis* ♀ in den im wesentlichen gelben *rubens* · *M-flavens*-Sämlingen sattgrüne Flecken hervorzurufen; neben 56 grünen *albicans* · *flavens* und *albicans* · *rubens* traten 7 gelbe *rubiflava* auf, davon 2 mit grünen Flecken (1935/252). Das Ergebnis dieser Kreuzungen ist also noch genau so wie vor 12 Jahren, als diese Verbindungen, zusammen mit vielen anderen, zum erstenmal hergestellt wurden (vgl. 1924, S. 333). — Die primären *rubiflavae* aus *O. biennis* × *suaveolens* und reziprok sind wegen ihrer blassen Laubfärbung nicht ganz leicht zu kultivieren, deswegen ist bis jetzt die Nachkommenschaft nie weiter als bis F_2 gezogen worden. Es wird nun versucht eine größere Zahl von Generationen zu beobachten.

Wie die *rubiflava* verhält sich in der Färbung die aus *rubiflava* herausspaltende homozygotische *lutescens*, *Sp-flavens* · *sp-flavens* oder *sp-flavens* · *sp-flavens*. Mit den Plastiden von *O. biennis* und *suaveolens* ist sie schwach, gelbgrün, mit denen der *O. muricata* ist sie dunkelgrün, selbst wenn sie das M-Chromosom von *curvans* besitzt, und so entsteht sie noch jetzt, in der 15. Generation der dunkelgrünen *M-rubiflava* (1935/66).

Ganz farblos ist die *M-lutescens* mit *suaveolens*-Plastiden: eine *M-suaveolens* = *Sp-albicans* · *M sp-flavens* spaltet keimfähige, aber nicht ergrünungsfähige *lutescens* ab (R. 1927, S. 71, 77), und das tut sie noch in der 6. Generation (1933/33), 9 Jahre nach der ersten Entstehung (1924/68). In dieser Zeit sind die *suaveolens*-Plastiden, die mit der

Genomverbindung *albicans* · *M-flavens* sehr gut ergrünen, nicht in dem Sinne umgestimmt worden, daß sie mit *M-flavens* allein zu ergrünen vermöchten¹⁾.

g) *O. biennis*, *suaveolens*, *cruciata*.

Die Plastiden von *O. biennis* und *O. suaveolens* haben sich früher nicht unterscheiden lassen (R. 1924, S. 334), und neuerliche genaue Prüfung der reziproken Kreuzungen hat wieder keine Scheckung erkennen lassen, weder bei den schön grünen *albatae* noch bei den gelbgrünen *rubiflavae*. Daß *O. biennis*-München und *O. biennis-cruciata* aus der Lüneburger Heide (Stamm von Klebahn) ebenfalls keine Schecken liefern, ist danach erst recht nicht verwunderlich. Für die *albicans*-Verbindungen von *O. biennis* wie von *O. suaveolens* ist bemerkenswert, daß sie in fast allen Kreuzungen, die ich kenne, satt grün oder doch so weit grün sind, um leben zu können, und daß mir Scheckung, und zwar eine sich immer bald verlierende schwache Weiß-Scheckung, nur von *O. (biennis* × *Lamarckiana)* *albivelutina* bekannt ist. Die Versuche, von einer in der Jugend scheckig gewesenen *albivelutina* blasse Nachkommen zu erhalten, waren bis jetzt ergebnislos. Auch die *cruciata*-Plastiden heben sich in den *albicans*-Verbindungen nicht von den *biennis*-Plastiden ab, denn *biennis* gibt nicht nur mit *cruciata* ♂ (primäre *albiflexa* ist nicht sehr tief grün, aber nie gescheckt), sondern auch mit *rubiflexa* ♂ und *P-rubi-flexa* ♂, wobei beide Väter *cruciata*-Plastiden besaßen, rein grüne *albata*-Nachkommenschaft. In den Verbindungen von *rubens* sowohl mit *flectens* wie mit *pingens* von *O. cruciata* differenzieren sich die Plastiden der beiden Elterarten aufs schärfste. Es war deshalb von Interesse, *O. cruciata* mit *O. biennis-gigas* zu verbinden. Die Kreuzung mit *cruciata* ♂ lieferte, wohl zufällig, keine keimfähigen Samen, die reziproke ergab sehr kräftige dunkelgrüne, nicht gescheckte *pingens* · (*albicans* × *rubens*), in sehr auffälligem Gegensatz zu der wieder hergestellten, diesmal fast ausnahmslos gescheckten *rubipicta* aus diploider *O. biennis*. Der in der normalen *O. biennis* polleninaktive *albicans*-Komplex drängt also, wenn er durch den Pollen der *gigas*-Form mit *rubens* zusammen in der Verbindung mit *pingens* zur Aktion kommt, die das Ergrünen der *biennis*-Plastiden hemmende Wirkung von *pingens* ganz zurück.

Belege.

O. biennis-München × *suaveolens*: 48 grüne albiflava, 13 gelbgrüne rubiflava. 1935/248.

1) Über die ganz andersartigen Erfahrungen Schwemmler an *Eu-Oenothera* vgl. oben S. 239 f.

O. suaveolens × *biennis*-München: 22 grüne *albicans* · *rubens*, 64 gelbgrüne *flavens* · *rubens*. 1935/250.

O. biennis-München × *biennis*-*cruciata*: 48 grüne *biennis*. 1935/244.

O. biennis-*cruciata* × *biennis*-München: 88 grüne *biennis*. 1935/245.

O. biennis-*cruciata* × *rubiflexa* (mit Plasma von *O. suaveolens*, Plastiden von *O. cruciata*, aus 1933/188): 43 grüne *albicans* · *flectens*, 29 grüne *albicans* · *rubens*. 1935/246.

O. biennis-*cruciata* × *P. Lor-rubiflexa* (Plasma und Plastiden wie vorher): 88 grüne *albicans* · *P-flectens*; warum keine *albicans* · *rubens* aufgetreten ist, ist nicht klar. 1935/247.

O. cruciata × *biennis*-München: 55 *rubipicta*, davon nur 1 ganz grün, 54 gescheckt, 1 grüne *rubiflexa* metaklin. 1935/249.

O. cruciata × *biennis*-gigas (von Stomps): 24 grüne *albirubipicta*. 1935/258.

15. Paralbomaculatio bei *Oenothera*.

In einer Häufigkeit von etwa 5 auf 10000 treten in meinen *Oenothera*-Kulturen jährlich Weiß-(seltener Gelb-)Schecken auf, die ihre Buntheit nicht einer Bastardierung verdanken. Schon nach dem Charakter der Variegation, der durchaus an die Bastardscheckung erinnert, d. h. meist erst über unregelmäßige Fleckung (Fig. 1, S. 219) zu sektorialer und periklinaler Chimärenbildung (Fig. 2, S. 220) führt, ist zu vermuten, daß es sich um Plastiden-, nicht um Gen-Mutation handelt, und alle geprüften Fälle haben typische Paralbomaculatio ergeben¹⁾. Das Überwiegen des mütterlichen Einflusses ist so deutlich, wie nur zu wünschen: grün × weiß gibt viel grün, bald mehr, bald weniger gescheckt, kein weiß; weiß × grün gibt viel weiß, weniger gescheckt, sehr wenig grün. Vor allem wichtig ist aber, daß derart farblos gewordene Plastiden in allen geprüften Genomkombinationen farblos bleiben: sie sind wirklich im idiotypischen Sinn defekt, krank, ganz anders als die nur phänotypisch abgeänderten, in ungünstiger genomatischer Umgebung blassen Plastiden eines gescheckten Artbastards. — Auch bei einer wilden *Oenothera*, und zwar einem Bastard, *O. (biennis* × *ammophila*) *albipercurva*, habe ich einen albotunicaten Sproß gefunden.

a) *Co-albiflava* weißbunt.

Eine großblütige (*biennis* × *Lamarckiana*) *albivelutina* späterer Generation, mit den Blütengrößefaktoren von *O. Lamarckiana*, wurde mit *O. suaveolens* ♂ gekreuzt (1930/133). Die so gewonnene *albiflava* wurde selbstbestäubt und gab in der F₂ neben 35 grünen eine gelblichweiß gescheckte, teilweise albotunicate, sehr großblütige Pflanze, die mit einer ebenso großblütigen grünen Schwesterpflanze gekreuzt wurde.

1) Über die spärlichen früheren Angaben vgl. oben S. 226.

Co-albiflava weißrandig selbstbestäubt: 8 gelbe, nicht weiße Sämlinge. 1932/165.
 Dieselbe spontan bestäubt: 25 gelbe. 1932/166.

Co-albiflava grün \times Co-albiflava weißrandig: 8 grün, 10 weißbunt, die erwachsenen Pflanzen teils sektorial teils periklinal bunt. 1932/167.

Dasselbe: 16 grün, 6 weißbunt. 1932/168.

Co-albiflava F_2 weißrandig spontan bestäubt: 55 ganz gelb, 4 leicht grünscheckig, 1 ganz grüne, bleibt leben, wird albivelutina. 1933/140.

Co-albiflava F_2 weißrandig \times Co-albiflava F_2 grün: 2 grün, 1 grün mit wenig gelb, 33 ganz gelb oder mit wenig grün. Ausgepflanzt nur die 3 grünen und 6 mit mehr gelb als grün, diese werden weißbunt. 1933/138.

Co-albiflava F_2 grün \times weißrandig: 17 grün, 11 bunt. 1933/139. Nochmals gesät: 25 grün, 44 bunt. 1934/74a.

Co-albiflava F_2 weißrandig \times Lamarckiana: 65 gelb, 25 \pm grünscheckig. Ausgepflanzt nur 5 flavivelutina, sehr stark gescheckt, zuletzt alle weißrandig. 1933/141.

cruciata \times Co-albiflava weißrandig F_2 : 38 pictiflava, davon 6 ganz grün, 32 gescheckt, teilweise so stark weißbunt, daß sie weit zurückbleiben. 1933/142.

germanica \times Co-albiflava weißrandig F_2 : 56 rigiflava, teils ganz grün, teils bunt, etwa 20 fast ganz gelb. Im Beet 16 so stark gelb bis weiß, daß sie teilweise eingehen, und viele andere auch gescheckt. 1933/143. Nochmals gesät: 34 rigiflava, 23 davon bunt, einige so stark bunt, daß sie schlecht wachsen. 1934/136. — Aus dieser Kreuzung stammt der in Fig. 2 (oben S. 220) abgebildete weißrandige, d. h. alboluteolate Zweig.

Co-albiflava F_3 grün \times weißrandig: 20 grün, 20 bunt. 1934/74.

cruciata \times suaveolens: 48 pictiflava, 12 davon gelbscheckig, nicht weißbunt, im Beet nur noch 7 bunt. 1933/37. — Nochmals gesät: 95 pictiflava, davon etwa 30 gelbscheckig, nie weißbunt. 1934/139.

germanica \times suaveolens: 20 grüne rigiflava, kein Scheck. 1934/175.

Co-albiflava F_4 grün \times weißrandig: 38 teils grün, teils bunt. 1934/191.

Co-albiflava F_4 weißrandig \times grün: 114 Sämlinge, die allermeisten ganz gelb, sehr früh gestorben, nur 6 ausgepflanzt, davon 5 grün mit viel weiß, 1 ganz grün. 1935/192.

germanica \times Co-albiflava F_4 grün: 47 grüne rigiflava, kein Scheck. 1935/193.

Der einzige unter den geprüften Komplexen, der im Verein mit *flavens* die Plastiden der *O. suaveolens* (die denen der *biennis* sehr ähnlich zu sein scheinen, vgl. oben S. 279) nicht ergrünen läßt, ist *pingens*, und auch hier sind die blassen Bezirke des Bastards gelb, nicht weißlich wie dort, wo die blassen Plastiden aus der albomaculaten Form eingepflanzt werden. Alle anderen Verbindungen, mit *albicans*, mit *rigens*, mit *velans*, sind mit den gesunden Plastiden der beteiligten Arten ganz grün, während sie die defekten Plastiden der albomaculaten *albiflava* nicht zum Ergrünen zu bringen vermögen.

b) *flavilaeta* weißbunt.

Eine grüne Co-albiflava, Schwester der weißbunten Pflanzen aus grün \times weißrandig (1933/139), wurde mit Pollen einer *Lamarckiana-oblonga* bestäubt, und dabei erschien u. a. eine weißbunte *flavilaeta*. Ob

diese durch neue Plastidenmutation oder aus einer schon farblosen Zelle der nur scheinbar reingrünen Mutter entstanden ist, läßt sich nicht entscheiden.

flavilaeta weißrandig spontan bestäubt: 40 weiße Sämlinge gestorben, 8 bunte, 39 grüne. Im Beet 39 grüne und 8 stark weißbunte, diese teilweise als *flavens* ^h *Hookeri* zu erkennen. Die Eizellen haben wohl größtenteils grüne Plastiden besessen. 1935/228.

Zu den Komplexen, die mit *flavens* zusammen die farblosen Plastiden nicht zum Ergrünen bringen, kommt also noch ^h *Hookeri*.

c) M-albiflava weißbunt.

In der Kreuzung *biennis* × *flavicurva* (1934/81) traten unter 128 Pflanzen, meist *albiflava*, viel weniger *albicurva*, eine weißbunte M B-*albiflava* und eine ebensolche b-*albiflava* auf. Beiden hatten zum Teil albotunicate Zweige. Von der b-*albiflava* wurden nur nach spontaner Bestäubung an einem weißrandigen Zweig entstandene Früchte abgenommen; die Sämlinge waren teils ganz blaß (15), teils grün (14), teils bunt (1). Die M B-*albiflava*, deren *flavens*-Komplex nur durch Aufnahme von M aus *curvans* verändert war, wurde zu Kreuzungen verwendet.

M-albiflava weißrandig spontan bestäubt: 69 ganz weiß, 1 sehr schwach grün gescheckt. 1935/194.

M-albiflava grüner Ast × weißrandiger Ast: 23 *albiflava*, die Mehrzahl grün, im Beet 8 bunt; 20 ganz blaß sind *flavens*-sp M-*flavens*, also *lutescens*, die in der M-Form mit *suaveolens*-Plastiden immer blaß ist (s. oben S. 278). 1935/195.

biennis-cruciata × M-albiflava weißrandig: 73 *albiflava*, meist grün, weniger weißbunt, im Beet noch 9 solche. 1935/197.

Co-albilaeta × M-albiflava weißrandig: 14 *albiflava*, davon 4 weißbunt; 33 *flavilaeta*, davon 7 weißbunt. 1935/196.

cruciata × M-albiflava weißrandig: 47 *pictiflava*, meist grün, im Beet 14 ausgesprochen weiß-, nicht gelbbunt. 1935/198.

Lamarckiana × M-albiflava weißrandig: *flavivelutina* grün 41, weißbunt 9; *flavilaeta* grün 24, weißbunt 2; *flavivelutina oblonga* 4, davon 1 bunt; *flavivelutina lata* 3, davon 1 bunt. 1935/200.

Hookeri × M-albiflava weißrandig: 64 grüne Sämlinge, wenige leicht gescheckt; im Beet beim Ausreißen nur noch ein Scheek gefunden.

Bemerkenswert ist gegenüber der bunten Co-*albiflava*, daß die blassen Plastiden sich weniger kräftig durchzusetzen vermögen und noch weniger Farbstoff bilden als die der Co-Form, die zuerst immer gelb sind und erst später weiter ausbleichen.

d) Co-albilaeta weißbunt und gelbbunt.

In einer seit mehreren Generationen gezogenen großblütigen (*biennis* × *Lamarckiana*) *albilaeta* traten im Sommer 1934 unter 24 Pflanzen gleichzeitig ein weißbuntes und ein gelbscheckiges Individuum auf,

das eine mit einem weißrandigen Grundseitensproß, das andere mit einem gelbrandigen Sektor bis unter die Hauptinfloreszenz hinauf.

Co-albilaeta weißrandig spontan bestäubt: 32 grüne blühend (albilaeta, albiflava, Lamarckiana, flavilaeta); 4 weiße Sämlinge, 1 grün-gelb gescheckter, 2 weiß-grün gescheckte. 1935/181.

Co-albilaeta gelbbunt, von einseitig gelbrandigen Deckblättern spontan bestäubt: 11 gelbe Sämlinge, 2 grün-gelb gescheckte; 23 Pflanzen im Beet, die Mehrzahl grün, 9 gelscheckig, davon 4 albilaeta, 3 Lamarckiana, 1 flavilaeta. 1935/182.

Co-albilaeta grün \times gelbrandig: 3 albilaeta, davon 1 grün, 1 stark und 1 schwach gelbbunt. 1935/184.

Co-albiflava F_4 weißrandig (vgl. oben S. 281) \times Co-albilaeta gelbrandig: 80 blasse Sämlinge sterben. 1935/185.

Hookeri \times Co-albilaeta gelbrandig: 71 grüne Hookeri-flava, einige als Sämlinge gelscheckig, im Beet beim Ausreißen nur noch eine stark gelbbunte Pflanze gefunden. 1935/187.

Das Gelb der Scheckpflanzen ist ein tiefes ins Grünliche gehendes Gelb, aber die so veränderten Plastiden reichen nicht aus, die Ernährung zu gewährleisten, wie die Kreuzung mit der weißrandigen *albiflava* zeigt. Ebenso hat Heribert Nilsson in den gelben Bezirken einer gelb-bunten *O. Lamarckiana* keine Stärke gefunden (1912, S. 108). Neben den Chloroplasten der *O. Hookeri* vermögen sich die gelben Plastiden fast nicht durchzusetzen, was bei der auch sonst bekannten Aktivität der *Hookeri*-Plastiden nicht wundernimmt.

e) *Hookeri-velutina* weißbunt.

In einer Kreuzung von *O. Hookeri* ♀ mit einer *n-velans*-Verbindung trat eine weißbunte *Hookeri-velutina* auf. Ein albotunicater Zweig dieser Pflanze wurde zu Kreuzungen benützt.

Hookeri-velutina weißrandig \times Hookeri grün: 77 gelblichweiße Sämlinge sterben. 1935/231.

Hookeri grün \times Hookeri-velutina weißrandig: 80 grüne Sämlinge und ein schwach bunter; im Beet kein Scheck gefunden. 1935/230.

Lamarckiana \times Hookeri-velutina weißrandig: gaudens \cdot h Hookeri 35, davon 28 grüne, 7 stark bunt; gaudens \cdot *n-velans* = Lamarckiana-nanella 12, als Sämlinge teilweise etwas bunt, im Beet alle grün; velans \cdot h Hookeri 35 blaßgrün, teilweise weißbunt, mit asymmetrischen Primärblättern, im Beet einige sehr stark weißbunt, bleiben dann Rosetten. 1935/229.

Warum in der ersten Kreuzung die grünen *Hookeri*-Plastiden aus dem Pollen sich gar nicht bemerkbar gemacht haben, ist nicht zu verstehen. In der reziproken Kreuzung sind ja die farblosen Plastiden durch die grünen ganz zurückgedrängt worden. Vielleicht liegt nur ein Versuchsfehler vor.

Am interessantesten ist die *Hookeri-velutina* der dritten Kreuzung, die die ganz farblosen Plastiden aus dem Pollen auf dem gewöhnlichen

blaßgrünen Grund der (*Lamarck. × Hookeri*) *velutina* (vgl. R. 1924) deutlich erkennen läßt.

f) P P-Lamarckiana-nanella weißbunt.

In einer *Lamarckiana-nanella*-Linie, die vor Jahren aus P p in P P übergegangen war, trat ein stark weißbuntes Individuum auf, das 1934 2jährig zur Blüte kam (1934/273). Nach spontaner Bestäubung, die wohl zur Selbstbestäubung innerhalb der Pflanze, wenn auch nicht innerhalb der Blüte, geführt hatte, erschienen in der Aussaat 29 gelbe, 10 gelbgrünscheckige, 25 grüne oder grün-gelbscheckige Sämlinge. Ausgepflanzt wurden 25 grüne und scheckige, die größtenteils zu weiß- oder gelbbunten Chimären mit allen Typen der Farbverteilung wurden; manche hatten sehr regelmäßig weißen Rand um Grün (albotunicat) oder grünen Rand um Gelbgrün (albonucleat). 1935/242.

Zusammenfassung der Hauptergebnisse.

Die Bastardscheckung in der Gattung *Oenothera* wird wie früher, entgegen der Meinung anderer Autoren, auf Wirkung der Plastiden, nicht des Plasmons zurückgeführt.

Es werden neue Belege dafür erbracht, daß die Plastiden der *Oenothera*-Arten spezifisch verschieden sind und ihre Qualitäten durch ein viele Generationen langes Zusammenleben mit artfremden Genomen nicht verändern.

Durch Mutation defekt gewordene, nicht durch das Zusammenspiel mit artfremden Genomen phänotypisch gehemmte Plastiden werden zum erstenmal bei *Oenothera* genauer untersucht. Sie verhalten sich genau wie die der albotunicaten Pelargonien. Sie bleiben auch in allen geprüften Genomverbindungen unfähig, Chlorophyll zu erzeugen, gleichgültig, ob sie durch die Eizellen oder über den Pollen in die neue Genomverbindung eingeführt werden. Mindestens drei Stufen der mutativen Erkrankung werden unterschieden: 1. Ziemlich intensive Goldgelbfärbung in den Sämlingen wie in den erwachsenen Blättern, 2. hellgelbe, erst später zu Gelblichweiß ausbleichende Färbung der länger lebenden Teile, 3. völlige Farblosigkeit schon bei der Keimung.

Für die nur mütterlich vererbte Albomaculatio wird betont, daß sie ebenso wie die über beide Eltern vererbte Paralbomaculatio regelmäßig in sektoriale und periklinale Panaschüre übergeht. Sie wird im Anschluß an Gregory und Winge auf Entmischung gesunder und kranker Plastiden zurückgeführt, wie das für die Paralbomaculatio schon

so gut wie allgemein angenommen wird. Die periklinale Anordnung grün-über-weiß ist wohl ebenso häufig wie die Lagerung weiß-über-grün, wird aber leicht übersehen.

Der Zusammenhang der Panaschüretypen mit der Entwicklungsgeschichte des Blattes ist in den genau bekannten Fällen klar. Albotunicatio mit farbloser Epidermis und farbloser Subepidermialschicht der im übrigen grünen Blattspreite kommt dort vor, wo auch die dritte Zellschicht an der Bildung der Blattspreite wesentlichen Anteil nimmt. Wo das Mesophyll fast ganz aus der Subepidermale hervorgeht, gibt es außer sektorialer Weißbuntheit nur solche Chimärensprosse, deren Blätter einen grünen Mittelnervstreif bei im übrigen ganz farbloser Spreite haben (*Hypericum*). Bei den Gräsern, die das ganze Blatt aus dem Dermatogen bilden, gibt es nicht einmal haplochlamydische Chimären.

Nach solchen Erfahrungen läßt sich der Modus der Blattentwicklung aus dem Typus der Panaschüre ablesen. Die weißrandigen Varietäten von *Sambucus nigra* und *Chlorophytum* sind haplochlamyde Periklinalachimären mit farbloser Epidermis. Die weiße Färbung des Blattrandes ist bei einer solchen Form verständlich, wenn das Dermatogen sich am Blattrand periklin aufspaltet. Die Voraussage, daß an bestimmten Stellen der Blattanlagen in der Epidermis tangentielle Teilungen vorkommen müssen, hat sich für *Sambucus* und für *Chlorophytum* bestätigt. Aus der weiten Verbreitung der Randpanaschüre bei den Liliifloren wird geschlossen, daß hier häufig ein großer Teil des Spreitengewebes epidermaler Herkunft ist. Unter den Dikotylen sind entsprechende Fälle seltener, außer *Sambucus* sind zu nennen *Veronica gentianoides*, *Hydrangea*, *Spiraea*, *Prunus*, *Quercus*.

Der Modus der Blattentwicklung braucht aber nicht einmal innerhalb einer Art konstant zu sein. Für das grünrandige *Pelargonium zonale* var. „Freak of Nature“ wird vorausgesagt, daß der Blattrand, anders als bei den schon untersuchten Formen, aus dem Dermatogen hervorgeht. Das eigentümliche Verhalten des weißmanteligen *Pelargonium zonale* var. „Mme. Salleron“ wird darauf zurückgeführt, daß hier eine Mesochimäre vorliegt mit farbloser Subepidermialschicht zwischen grüner Epidermis und grünem Kern, und daß die Epidermis sich gelegentlich und stellenweise spaltet.

Auch für die Entwicklungsgeschichte der Samenanlagen können in gewissen Fällen (*Veronica gentianoides*, *Chlorophytum* usw.) bestimmte Voraussagen aus den Erfahrungen über die Scheckung und über deren Erbgang gemacht werden.

Wenn die Möglichkeit, bei nichtmendelnden Buntheiten die Entwicklungsgeschichte des Blattes und anderer Organe aus der Art der Buntheit vorauszusagen, sich, wie ich sicher erwarte, in weiterem Umfang bestätigt, wird das ein Beweis dafür sein, daß die Buntheit rein entwicklungsmechanisch bedingt ist, daß stabile, idiotypisch verschiedene Elemente vorkommen und nicht ein labiler Zustand im Lauf der Organentwicklung in der Richtung nach gesund oder nach krank determiniert wird. Bei den bunten Bastarden zwischen *Oenothera*-Arten kommt dazu die Tatsache, daß es sich nicht um den Unterschied zwischen gesund und krank handelt, sondern lauter idiotypisch gesunde Elemente mit stabilen Qualitätsunterschieden einander gegenüberstehen.

Die Correnssche Nomenklatur der Buntheiten kann nach diesen Erfahrungen ergänzt und in Einzelheiten modifiziert werden. Zu dem nur mütterlich vererbten *status albomaculatus* gehören als periklinalchimärische Typen der diplochlamydische *st. albotunicatus* mit seiner Umkehrung, dem *st. albonucleatus*, und der haplochlamydische, als Weißrandigkeit erscheinende *st. albocinctus* mit der Umkehrung *st. albocordatus*. Die Vererbung über beide Eltern wird durch die Vorsilbe „*para*“ angedeutet. Ob übrigens eine strenge Scheidung der beiden Vererbungsmodi vorliegt, ist zweifelhaft. Wo die Farblosigkeit gewisser Teile nicht auf mutativer Abänderung der Plastiden selbst beruht, sondern gesunde Plastiden unter der Einwirkung mutierter Gene nicht ergrünen, werden nach Correns griechische Bezeichnungen gewählt. Die unregelmäßige Scheckung zur Zeit der Entstehung der Mutation heißt *status leucograptus*, die periklinalchimärischen Endzustände heißen (in derselben Anordnung wie oben) *st. leucodermis*, *leucopyrenus*, *leucostephanus*, *leucocardius*.

Literaturverzeichnis.

- Anderson, E. G., Maternal inheritance of chlorophyll in maize. *Botan. Gazette* **76**, 411–418 (1923). — Andersson-Kottö, I., Variegation in three species of ferns. *Zschr. f. Abst. u. Vererbungslehre* **56**, 115–201 (1930). — Bateson, W., Root-cuttings, chimaeras and „sports“. *Journ. of Genetics* **6**, 75–80 (1916). — Ders., Studies in variegation. I. *Journ. of Genetics* **8**, 93–99 (1919). — Ders., Root-cuttings and chimaeras. II. *Journ. of Genetics* **11**, 91–97 (1921). — Ders., Note on the nature of plant-chimaeras. *Studia Mendeliana*, S. 9–12. Brünn 1923. — Ders., Segregation. *Journ. of Genetics* **16**, 201–235 (1926). — Baur, E., Das Wesen und die Erblichkeitsverhältnisse der „*Varietates albomarginatae*“ von *Pelargonium zonale*. *Zschr. f. Abst. u. Vererbungslehre* **1**, 330–351 (1909). — Ders., Untersuchungen über die Vererbung von Chromatophorenmerkmalen bei *Melandrium*, *Antirrhinum* und *Aquilegia*. *Zschr. f. Abst. u. Vererbungslehre* **4**, 81–102 (1910). — Ders., Referat über K. L. Noack. *Zschr. f. Abst. u. Vererbungslehre* **31**, 192–193 (1923). — Ders., Einführung in die Vererbungslehre. 7. Aufl. Berlin 1930. — Beer, R., Notes on the

cytology and genetics of the genus *Fuchsia*. Journ. of Genetics **11**, 213—227 (1921). — Brožek, A., Selektions- und Kreuzungsexperimente mit albumaculaten (weißbunten) *Mimulus*-Rassen. Stud. Plant Physiol. Lab. Univ. Prague **1**, 1—35 (1923). — Ders., Inheritance in the monkey flower. A genetic study of crosses between *Mimulus* usw. Journ. of Genetics **17**, 113—129 (1926). — Buchinger, A., Eine weißgestreifte (buntblättrige) Roggenpflanze. Österr. Bot. Zschr. **81**, 60—63 (1932). — Chapin, W. S., Heredity in chimaeras. Journ. of Heredity **5**, 533—546 (1914). — Chittaway, M. M., and Snow, R., The genetics of a variegated primrose. Journ. of Genetics **21**, 81—83 (1929). — Chittenden, R. J., Studies in variegation. II. *Hydrangea* and *Pelargonium*. (Fortsetzung von Bateson 1919.) Journ. of Genetics **16**, 43—61 (1925). — Ders., Vegetative segregation. Bibliogr. Genet. **3**, 355—442 (1927). — Chodat, R., La panachure et les chimères dans le genre *Funkia*. Cpt. Rend. Soc. de Phys. et d'Hist. Nat. de Genève **36**, 81—85 (1919). — Cleland, R. E., Further data bearing upon circle formation in *Oenothera*, its cause and its genetical effect. Genetics **17**, 572—602 (1932). — Christie, W., Die Vererbung gelbgestreifter Blattfarbe bei Hafer. Zschr. f. Abst. u. Vererbungslehre **27**, 134—141 (1921). — Clausen, J., Non-Mendelian inheritance in *Viola*. Hereditas **9**, 245—256 (1927). — Ders., Inheritance of variegation and of black flower colour in *Viola tricolor*. Hereditas **13**, 342—356 (1930). — Collins, E. J., Variegation and its inheritance in *Chlorophyllum elatum* und *Chl. comosum*. Journ. of Genetics **12**, 1—17 (1922). — Condit, J. J., Other fig chimeras. Journ. of Heredity **19**, 49—53 (1928). — Correns, C., Vererbungsversuche mit blaß (gelb) grünen und buntblättrigen Sippen bei *Mirabilis*, *Urtica* und *Lunaria*. Zschr. f. Abst. u. Vererbungslehre **1**, 291—329 (1909). — Ders., Vererbungsversuche mit buntblättrigen Sippen. I. *Capsella Bursa pastoris albobariabilis* und *chlorina*. Sitzber. Preuß. Akad. Wiss. 1919, 585—610. — Ders., Dasselbe. II. Vier neue Typen bunter Periklinalchimären. Ebenda 1919, 820—857. Dasselbe. III—V. *Veronica gentianoides albocincta* usw. Ebenda 1920, 212—240. Dasselbe. VI—VII. Einige neue Fälle von Albomaculatio. Ebenda 1922, 460—486. Dasselbe. VII—XI. Nochmals *Stellaria media*, *Hypericum perforatum* st. *parvalbomaculatus* usw. Ebenda 1931, 203—231. — Ders., Gesammelte Abhandlungen. (Enthält die genannten Arbeiten, allerdings mit veränderter Paginierung.) Berlin 1924. — Ders., Über nichtmendelnde Vererbung. Zschr. f. Abst. u. Vererbungslehre, Suppl. I, 131—168 (1928). — Ders., Über einige Fälle von Buntblättrigkeit. Zschr. f. Abst. u. Vererbungslehre **59**, 274—280 (1931). — Dahlgren, O., *Geranium bohemicum* L. × *G. bohemicum* **deprehensum* E. Almqv., ein grün-weiß-marmorierter Bastard. Hereditas **4**, 239—250 (1923). — Ders., Die reziproken Bastarde zwischen *Geranium bohemicum* L. u. seiner Unterart **deprehensum* E. Almqv. Hereditas **6**, 237—256 (1925). — Darlington, C. D., Variegation and albinism in *Vicia faba*. Journ. of Genetics **21**, 161—168 (1929). — Demerec, M., A second case of maternal inheritance of chlorophyll in maize. Bot. Gazette **84**, 139—155 (1927). — East, E. M., The nucleus — plasma — problem. Amer. Naturalist **68**, 289—303, 402—439 (1934). — Eyster, W. H., Genetics of *Zea mays*. Bibliographia Genetica **11**, 187—392 (1934). — Fischbach, C., Untersuchungen an den beiden heterostylen Leinarten *Linum hirsutum* und *L. viscosum* und ihren Bastarden. Zschr. f. Abst. u. Vererbungslehre **65**, 180—242 (1933). — Funaoka, S., Beiträge zur Kenntnis der Anatomie panscherter Blätter. Biolog. Zbl. **44**, 343—384 (1924). — Garjeanne, A. J. M., Buntblättrigkeit bei *Polygonum*. Beih. z. Bot. Zbl. **13**, 203—210 (1903). — Gerhard, K., Genetische Untersuchungen an *Oenothera grandiflora* Ait. Jen. Zschr. f. Naturw.

- 64, 283—338 (1929). — Gairdner, A. E., and Haldane, J. B. S., A case of balanced lethal factors in *Antirrhinum*. Journ. of Genetics 21, 315—325 (1929). — Goebel, K., Organographie der Pflanzen, 3. Aufl., 3. Teil. Jena 1933. — Gregory, R. P., On variegation in *Primula sinensis*. Journ. of Genetics 4, 305—321 (1915). — de Haan, H., Contributions to the genetics of *Pisum*. Genetica 12, 321—440 (1931). — Ders., Inheritance of chlorophyll deficiencies. Bibliographia Genetica 10, 357 bis 416 (1933). — Herbst, W., Über Kreuzungen in der Gattung *Hypericum*. Flora 129, 235—259 (1935). — Hoepfener, E., und Renner, O., Genetische und zytologische *Oenothera*-Studien. I. Zur Kenntnis der *Oe. ammobila* Focke. Zschr. f. Abst. u. Vererbungslehre 49, 1—25 (1928). — Ders., Genetische und zytologische *Oenothera*-studien. II. Bot. Abhandl., herausgeg. von K. Goebel, Heft 15 (1929). — Honing, J. A., Erblchkeitsuntersuchungen an Tabak. Genetica 9, 1—18 (1927). — Ikano, S., Studien über einen eigentümlichen Fall der infektiösen Buntblättrigkeit bei *Capsicum annum*. Planta 11, 359—367 (1930). — Imai, Y., A consideration of variegation. Genetics 13, 544—562 (1928). — Johannsen, W., Elemente der exakten Erblchkeitslehre. 3. Aufl. Jena 1926. — Jones, W. N., Plant chimaeras and graft hybrids. London 1934. — Kajanus, B., Über einige vegetative Anomalien bei *Trifolium pratense*. Zschr. f. Abst. u. Vererbungslehre 9, 111—133 (1913). — Karper, R. E., Maternal inheritance of chlorophyll in *Sorghum*. Journ. of Heredity 25, 49—54 (1934). — Krenke, N. P., Wundkompensation, Transplantation und Chimären bei Pflanzen. Berlin 1933. — Krumbholz, G., Untersuchungen über die Scheckung der *Oenothera*-bastarde, insbesondere über die Möglichkeit der Entstehung von Periklinalchimären. Jen. Zschr. f. Naturw. 62, 187—260 (1925). — Kümmler, A., Über die Funktion der Spaltöffnungen weißbunter Blätter. Jahrb. wiss. Bot. 61, 610—669 (1922). — Küster, E., Über weißbrandige Blätter und andere Formen der Buntblättrigkeit. Biolog. Zbl. 39, 212—251 (1919). — Ders., Pathologische Pflanzenanatomie. 3. Aufl. Jena 1925. — Ders., Über die Zeichnungen der Blätter und Blüten. Fortschr. d. Naturw. Forsch., herausgeg. von Abderhalden 12, 71—153 (1926). — Ders., Beiträge zur Kenntnis der panaschierten Gehölze. XIV—XVII. Mitteil. Dendrol. Ges. 1926, 258—271. XVIII—XXII: 1928, 258—267. XXIII—XXVII: 1929, 347—356. — Ders., Anatomie des panaschierten Blattes. Linsbauers Handb. d. Pflanzenanatomie, Bd. VIII. Berlin 1927. — Ders., Beiträge zur Morphologie der panaschierten Gewächse. Biolog. Zbl. 54, 89—95 (1934). — Lakon, G., Die Weißbrandpanaschierung von *Acer negundo*. Zschr. f. Abst. u. Vererbungslehre 26, 271—284 (1921). — Lange, F., Vergleichende Untersuchungen über die Blattentwicklung einiger *Solanum*-Chimären und ihrer Elternarten. Planta 3, 181—281 (1927). — Ders., Über die Blattentwicklung der *Crataegomespil* von Bronvaux und ihrer Elternarten. Planta 20, 1—44 (1933). — Lehmann, E., und Schwemmler, J., Genetische Untersuchungen in der Gattung *Epilobium*. Bibliotheca Botanica, Heft 95 (1927). — Malinowski, E., Studies on unstable characters in *Petunia*. Genetics 20, 342—356 (1935). — Mangelsdorf, A. J., and East, E. M., Studies on the genetics of *Fraxinaria*. Genetics 12, 307—339 (1927). — Massey, K., The development of the leaves in certain periclinally variegated plants. Journ. of Genetics 19, 357—372 (1928). — Michaelis, P., Entwicklungsgeschichtlich-genetische Untersuchungen an *Epilobium*. III. Zur Frage der Übertragung von Pollenschlauchplasma in die Eizelle und ihre Bedeutung für die Plasmavererbung. Planta 23, 486—500 (1935). — Mickan, M., Zur Kenntnis der *Oenothera argillicola*. Flora 130, 1—20 (1935). — Morinaga, T., The chlorophyll deficiencies in rice. Bot. Mag. Tokyo 46, 202—207 (1932). Referat in

Jap. Journ. of Bot. **6**, (44), (1933). — Munerati, O., L'hérédité de l'albinisme en *Beta vulgaris* L. Zschr. f. Abst. u. Vererbungslehre Suppl. II, 1137—1142 (1928). — Newton, W. C. F., Genetical experiments with *Silene otites* and related species. Journ. of Genetics **24**, 109—120 (1931). — Nilsson, Heribert N., Die Variabilität der *Oenothera Lamarckiana* und das Problem der Mutation. Zschr. f. Abst. u. Vererbungslehre **8**, 89—231 (1912). — Ders., Sind die mutierenden reinen Linien auch rein? Hereditas **14**, 33—49 (1930). — Noack, Ko. L., Entwicklungsmechanische Studien an panaschierten Pelargonien. Jahrb. f. wiss. Bot. **61**, 459—534 (1922). — Ders., Vererbungsversuche mit buntblättrigen Pelargonien. Verh. Phys. Mediz. Ges. Würzburg **49**, 45—93 (1924). — Ders., Weitere Untersuchungen über das Wesen der Buntblättrigkeit bei Pelargonien. Ebenda **50**, 47—97 (1925). — Ders., Untersuchungen an *Pelargonium* „Freak of Nature“. Zschr. f. Bot. **23**, 309—327 (1930). — Ders., Über eine buntblättrige Form von *Borrago officinalis*. Zschr. f. Abst. u. Vererbungslehre **58**, 372—392 (1931). — Ders., Über *Hypericum*-Kreuzungen. I. Die Panaschüre der Bastarde zwischen *H. acutum* und *H. montanum*. Zschr. f. Abst. u. Vererbungslehre **59**, 77—101 (1931). II. Rassen- und Artkreuzungen mit einem buntblättrigen *Hypericum acutum*. Ebenda **63**, 232—255 (1932). IV. Die Bastarde zwischen *Hypericum acutum*, *montanum*, *quadrangulum*, *hirsutum* und *pulchrum*. Zschr. f. Bot. **28**, 1—71 (1934). — Noguchi, Y., Studies on the species crosses of Japanese *Rhododendron*. I. On the crossability between various species and the cotyledon color of F_1 seedlings. Jap. Journ. of Bot. **6**, 103—124 (1932). — Oelkrug, K., Genetische und zytologische Untersuchungen an Eu-Oenotheren. Zschr. f. Abst. u. Vererbungslehre **68**, 22—93 (1934). — Parker, M. C., Inheritance of a leaf variegation in the common bean. Journ. of Heredity **25**, 165—170 (1934). — Pellew, C., Types of segregation. Journ. of Genetics **6**, 317—339 (1917). — Pringsheim, E. G., und Schwarz, W., Das Auftreten weißbunter (panaschierter) Pflanzen in der Natur. Flora **128**, 111—123 (1933). — Randolph, L. F., Cytology of chlorophyll types of maize. Bot. Gaz. **73**, 337—375 (1922). — Renner, O. Eiplasma und Pollenschlauchplasma als Vererbungsträger bei den Oenotheren. Zschr. f. Abst. u. Vererbungslehre **27**, 235—237 (Kongreßvortrag 1921) (1922). — Ders., Die Scheckung der Oenotherenbastarde. Biolog. Zbl. **44**, 309—336 (1924). — Untersuchungen über die faktorielle Konstitution einiger komplexheterozygotischer Oenotheren. Bibliotheca Genet., Heft 9. Berlin 1925. — Ders., Über eine aus *Oenothera suaveolens* durch Bastardierung gewonnene homozygotische *lutescens*-Form. Hereditas **9**, 69—80 (1927). — Ders., Artbastarde bei Pflanzen. Handb. d. Vererbungswissenschaft, Bd. 2. Berlin 1929. — Ders., Die Plastiden als selbständige Elemente der genetischen Konstitution. Ber. Math. Phys. Kl. Sächs. Akad. Wiss. **86**, 241—266 (1934). — Rischkow, W., Einige wildwachsende buntblättrige Pflanzen. Biolog. Zbl. **47**, 18—25 (1927). — Rischkow, V., Materialien zur Kenntnis der Periklinalchimären. Biolog. Zbl. **51**, 677—694 (1931). — Ders. und Bulanowa, M., Über sterile Kulturen von Albinos. Planta **12**, 144—146 (1931). — Rösler, P., Histologische Studien am Vegetationspunkt von *Triticum vulgare*. Planta **5**, 28—69 (1928). — Roth, L., Untersuchungen über die periklinal bunten Rassen von *Pelargonium zonale*. Zschr. f. Abst. u. Vererbungslehre **45**, 125—159 (1927). — Rudloff, C. F., *Oenothera pachycarpa*. Gartenbauwissenschaft **3**, 499—526 (1930). — Sabnis, T. S., Inheritance of variegation. Zschr. f. Abst. u. Vererbungslehre **32**, 61—69 (1924). II. Ebenda **62**, 213—231 (1932). — Scherz, W., Beiträge zur Genetik der Buntblättrigkeit. Zschr. f. Abst. u. Vererbungslehre **45**, 1—40 (1927). — Schlösser, L. A., Die experimentelle Herstellung einer perareau-

grünen Periklinalchimäre und ihre Bedeutung für das Determinationsproblem. Zschr. f. Abst. u. Vererbungslehre **68**, 222–241 (1935). — Schürhoff, P. N., Die Plastiden. Linsbauers Handb. d. Pflanzenanatomie, Bd. I. Berlin 1924. — Schwarz, W., Die Entwicklung des Blattes bei *Plectranthus fruticosus* und *Ligustrum vulgare* und die Theorie der Periklinalchimären. *Planta* **3**, 499–526 (1927). — Shull, G. H., Über die Vererbung der Blattfarbe bei *Melandrium*. Ber. d. D. Bot. Ges. **31**, (40)–(80) (1913). — Stomps, Th., Über die verschiedenen Zustände der Pangene. *Biolog. Zbl.* **37**, 161–177 (1917). — Ders., Über zwei Typen von Weißrandbunt bei *Oenothera biennis*. Zschr. f. Abst. u. Vererbungslehre **22**, 261–274 (1920). — Sturtevant, A. H., Genetic and cytological studies on *Oenothera*. I. Zschr. f. Abst. u. Vererbungslehre **59**, 365–380 (1931). — Terao, H., Maternal inheritance in the soy bean. *Amer. Naturalist* **52**, 51 (1918). — Ders. and U. N., A vegetative mutation and maternal inheritance of a whitemargined variegation in *Petunia*. *Jap. Journ. Genet.* **4**, 86 (1929). Referat in *Jap. Journ. Bot.* **4**, (106), (1929). — Trelease, W., Variegation in the Agaveae. *Wiesner-Festschrift*, S. 332–356. Wien 1908. — Ufer, M., Genetische Untersuchungen an *Pelargonium* und *Cleome*. *Die Naturwiss.* **22**, 271 (1934). — Ders., Wege und Ergebnisse der züchterischen Arbeit am Steinklee. *Züchter* **6**, 255–258 (1934). — Vries, H. de, Die Mutationstheorie. I. Band. Leipzig 1901. — Winge Ö., On the non-mendelian inheritance in variegated plants. *Cpts. rend. Trav. Labor. Carlsberg* **14**, No. 3 (1919). — Weidt, E., Die Entwicklung der Blätter der Melastomataceen *Heterotrichum macrodon* und *Clidemia hirta*. *Cohns Beitr. z. Biol. d. Pfl.* **23**, 252–281 (1935). — Winkler, Hans, Über zwei *Solanum*-Chimären mit Burdonenepidermis. *Planta* **17**, 613–656 (1934). — Ders., Chimären und Burdoneu. Die Lösung des Pfropfbastardproblems. *Der Biologe* **4**, 279–290 (1935). — Yasui, K., Studies on the maternal inheritance of plastid characters in *Hosta japonica* f. *albomarginata* and its derivatives. *Cytologia* **1**, 192–215 (1929). — Zimmermann, W. A., Histologische Studien am Vegetationspunkt von *Hypericum uvalum*. *Jahrb. f. wiss. Bot.* **68**, 289–344 (1928). — Zirkle, C., Development of normal and divergent plastid types in *Zea mays*. *Bot. Gaz.* **88**, 186–203 (1929).



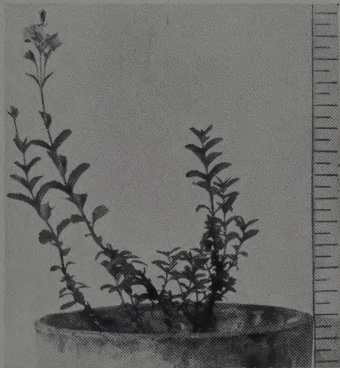
1



2



3



5



4



a



b



c



d



e



f



g



h

6

